SHOUT
SHARE
IT

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Nr. 68—89

Schriftleiter:

Gert Bloos

Stuttgart

1981—1982

Die Arbeiten Nr. 68—89 umfassen 515 Druckseiten und enthalten 22 Tafeln, 204 Abbildungen und 17 Tabellen.

Schriftleitung:
Dr. GERT BLOOS, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Bestellung und Verkauf (auch von Einzelheften):
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart 1.

Gesamtherstellung:
Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, Postfach 1660, D-8530 Neustadt a. d. Aisch (Nr. 68—79, 81—84, 87, 88) und Calwer Druckzentrum GmbH, Postfach 1163, D-7260 Calw (Nr. 80, 85, 86, 89).

Inhalt

Nr. 68—89

68 Dietl, G.: Über *Macrocephalites* (Ammonoidea) aus dem Aspidoides-Oolith und die Bathonium/Callovium-Grenzschichten der Zollernalb (SW-Deutschland). [On *Macrocephalites* (Ammonoidea) of the Aspidoides-Oolith and the Bathonian/Callovian-boundary of the Zollernalb (SW-Germany).] 15 S., 1 Taf., 5 Abb.; 1981.

69 Martin, M.: Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain. [The Dipnoans and Actinistians of the continental Upper Triassic of Morocco.] 30 S., 1 Taf., 5 Abb.; 1981.

70 Schultze, H.-P.: Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces). [The skull roof of a ceratodontid lungfish from the Triassic of South Germany (Dipnoi, Pisces).] 31 S., 17 Abb.; 1981.

71 Schawaller, W.: Pseudoskorpione (Cheliferidae) phoretisch auf Käfern (Platypodidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Pseudoscorpionidea und Coleoptera). [Pseudoscorpions (Cheliferidae) Phoretic on Beetles (Platypodidae) from Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Pseudoscorpionidea and Coleoptera).] 17 S., 21 Abb.; 1981.

72 Spahr, U.: Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera). [Bibliography of Coleoptera in amber and copal.] 21 S.; 1981.

73 Ono, H.: Erstnachweis einer Krabbenspinne (Thomisidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae). [First Record of a Crab Spider (Thomisidae) from Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Araneae).] 13 S., 43 Abb., 1 Tab.; 1981.

74 Hohenegger, J.: *Ichthyolaria densicostata* n. sp., eine charakteristische Foraminifere des Unteren Lias Mitteleuropas. [*Ichthyolaria densicostata* n. sp., a new species of Foraminifera characteristic of the Lower Lias.] 33 S., 2 Taf., 8 Abb., 6 Tab.; 1981.

75 Schawaller, W.: Cheiridiidae in Dominikanischem Bernstein, mit Anmerkungen zur morphologischen Variabilität (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). [Cheiridiidae from Dominican Amber, with Notes on Morphological Variability (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Pseudoscorpionidea).] 14 S., 12 Abb., 3 Tab.; 1981.

76 Dietl, G.: Über *Paracuariceras* und andere heteromorphe Ammoniten aus dem Macrocephalen-Oolith (Unter-Callovium, Dogger) des Schwäbischen Juras. [On *Paracuariceras* and other heteromorph ammonites of the "Macrocephalen-Oolith" (Lower Callovian, Dogger) of the Swabian Jurassic.] 16 S., 2 Taf., 2 Abb.; 1981.

77 Schawaller, W.: Übersicht über Spinnen-Familien im Dominikanischen Bernstein und anderen tertiären Harzen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae). [Survey of the Spider-Families in Dominican Amber and Other Tertiary Resins (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Araneae).] 10 S., 1 Tab.; 1981.

78 Bloos, G.: Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des marinen Hettangiums (Unterer Lias) in Oberfranken (N-Bayern). [On the stratigraphy and ammonite fauna of the marine Hettangian (Lower Lias) in Upper Franconia (Northern Bavaria).] 59 S., 3 Taf., 16 Abb.; 1981.

79 Schawaller, W.: Die Spinnenfamilie Hersiliidae in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae). [The Spider Family Hersiliidae in Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Araneae).] 10 S., 8 Abb., 2 Tab.; 1981.

80 Spahr, U.: Systematischer Katalog der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera). [Systematic Catalogue of Coleoptera in Amber and Copal.] 108 S.; 1981.

81 DIETL, G.: Zur systematischen Stellung von *Ammonites subfurcatus* ZIETEN und deren Bedeutung für die *subfurcatum*-Zone (Bajocium, Mittl. Jura). [On the systematic position of *Ammonites subfurcatus* ZIETEN and its significance for the *subfurcatum* Zone (Bajocian, Middle Jurassic).] 11 S., 1 Taf.; 1981.

82 SCHAWALLER, W.: Zwei weitere Skorpione in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionidea). [Two further Scorpions in Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Scorpionidea).] 14 S., 11 Abb.; 1982.

83 GREGOR, H.-J.: *Pinus aurimontana* n. sp. — eine neue Kiefernart aus dem Jungtertiär des Goldbergs (Ries). [*Pinus aurimontana* n. sp. — a new species of *Pinus* LINNÉ from the Neogene. of the Goldberg (Ries).] 19 S., 3 Taf., 3 Abb.; 1982.

84 REITNER, J. & ENGESER, TH.: Zwei neue Coleoidea-Arten aus dem Posidonienschiefer (Untertoarcium) aus der Gegend von Holzmaden (Baden-Württemberg). [Two new species of Coleoidea of the "Posidonienschiefer" (Lower Toarcian) from the surroundings of Holzmaden (Baden-Württemberg).] 19 S., 3 Taf., 6 Abb.; 1982.

85 SCHAWALLER, W.: Der erste Pseudoskorpion (Chernetidae) aus Mexikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). [The first Pseudoscorpion (Chernetidae) from Mexican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Pseudoscorpionidea).] 9 S., 6 Abb., 1 Tab.; 1982.

86 SCHAWALLER, W.: Neue Befunde an Geißelspinnen in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Amblypygi). [New Data on Whipspiders in Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Amblypygi).] 12 S., 10 Abb., 1 Tab.; 1982.

87 DIETL, G.: Das wirkliche Fundniveau von *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea, Mittl. Jura) am locus typicus. [The real stratigraphic position of *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea, Middle Jurassic) at the locus typicus.] 21 S., 3 Taf., 4 Abb.; 1982.

88 GREGOR, H.-J.: Die miozäne Flora aus dem Böttinger Thermalsinterkalk — eine Revision. [The Miocene Flora from the Travertine of Böttingen — a revision.] 15 S., 3 Taf., 1 Abb.; 1982.

89 SCHAWALLER, W.: Spinnen der Familien Tetragnathidae, Uloboridae und Dipluridae in Dominikanischem Bernstein und allgemeine Gesichtspunkte (Arachnida, Araneae). [Spiders of the families Tetragnathidae, Uloboridae, and Dipluridae in Dominican amber and general aspects (Arachnida, Araneae).] 19 S., 26 Abb., 2 Tab.; 1982.

QE
1
S937
SI

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 68	15 S.	Stuttgart, 1. 4. 1981

Über *Macrocephalites* (Ammonoidea) aus dem Aspidoides-Oolith und die Bathonium/Callovium-Grenzschichten der Zollernalb (SW-Deutschland)

On *Macrocephalites* (Ammonoidea) of the Aspidoides-Oolith and the Bathonian/Callovian-boundary of the Zollernalb (SW-Germany)

SMITHSONIAN
MAY 14 1982
LIBRARIES

Von Gerd Dietl, Ludwigsburg

Mit 1 Tafel und 5 Abbildungen

Summary

Macrocephalitids found within the Aspidoides-Oolith (Upper Bathonian) of two different localities of the Zollernalb (Southwestern Swabian Alb) are described. In this layer the macrocephalitids *(Macrocephalites* sp. and ?*Kamptokephalites* sp.) occur together with *Oxycerites aspidoides, Oecotraustes (Paroecotraustes) maubeugei, Choffatia* cf. *subbakeriae, Homoeoplanulites homoeomorphus* and ?*Parachoffatia* sp. (ex gr. *hians/congener).* The difficulties to fix the boundary Bathonian/Callovian are discussed in regard of the Southwest German conditions. The lithological and biostratigraphical differences between the herein investigated sections Burladingen-Hausen i. K. and in the Klingenbach valley above Bisingen-Thanheim are demonstrated and compared with other known sections along the Southwestern Swabian Alb.

Zusammenfassung

Aus dem Aspidoides-Oolith (Ober-Bathonium) der Zollernalb werden von zwei verschiedenen Fundpunkten Macrocephaliten *(Macrocephalites* sp. und ?*Kamptokephalites* sp.) beschrieben. Die Macrocephaliten kommen in dieser Schicht gemeinsam mit *Oxycerites aspidoides, Oecotraustes (Paroecotraustes) maubeugei, Choffatia* cf. *subbakeriae, Homoeoplanulites homoeomorphus* und ?*Parachoffatia* sp. (ex gr. *hians/congener)* vor. Die Problematik der Grenze Bathonium/Callovium wird anhand der südwestdeutschen Verhältnisse diskutiert. Die lithologischen und biostratigraphischen Unterschiede zwischen den untersuchten Profilen von B.-Hausen i. K. und im Klingenbachtal oberhalb B.-Thanheim werden herausgestellt und mit anderen Profilen entlang der südwestlichen Schwäbischen Alb verglichen.

1. Einleitung

Im Bereich der Zollernalb (südwestliche Schwäbische Alb) kam es für kurze Zeit zu mehreren günstigen Aufschlüssen in den sonst selten aufgeschlossenen Bathonium/Callovium-Grenzschichten (Braunjura ε). Hinzu kam, daß alle Lokalitäten verhältnismäßig dicht beieinander liegen und trotzdem Schichtänderungen festzustellen waren. Bei den vorliegender Arbeit zugrundeliegenden neuen Profilen handelt es sich um Baugruben in Burladingen-Hausen im Killertal (1979) und in Albstadt-Margretshausen (1980) sowie um frische Bergrutsche im Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim und am Albtrauf nördlich von Hohenzollern. In einigen der Aufschlüsse, besonders in Hausen und im Klingenbachtal, wurden Grabungen durchgeführt. Dabei wurden nicht nur zahlreiche bisher im südwestdeutschen Raum unbekannte Ammoniten geborgen, sondern es konnte auch die stratigraphische Reichweite einzelner Arten und Gattungen aufgrund genauer Horizontierung der Fossilfunde erfaßt werden. Hierbei ergaben sich neue Erkenntnisse zur biostratigraphischen Einstufung bekannter Schichten und über das Vorkommen von Leit-Gattungen. Das Ammoniten-Material der Grabungen, welches an 1000 Exemplare heranreicht, wird bis auf wenige Ausnahmen im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS) aufbewahrt.

Erste Ansätze zur biostratigraphischen Erforschung der Bathonium/Callovium-Grenzschichten der Schwäbischen Alb finden sich in den Arbeiten von Buck, Hahn & Schädel (1966), Hahn & Schädel (1967), Hahn, Koerner & Malz (1971) und Hahn (1975). Auf den Ergebnissen der genannten Arbeiten wird hier aufgebaut.

Dank

Ohne die Mithilfe zahlreicher Personen hätten die z. T. sehr mühevollen Grabungen nicht den vorliegenden großen Erfolg erbracht. Bei allen Grabungen mit dabei war R. Hugger, Albstadt-Onstmettingen, dem auch neben R. Dopatka, Balingen-Frommern, die Mitteilung der Fundstellen zu verdanken ist. R. Hugger überließ zudem selbstlos einige Ammoniten dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart. Von Seiten des Museums war M. Kapitzke, Ludwgisburg, an allen Grabungen beteiligt. Er präparierte außerdem den größten Teil des ausgewerteten Materials. Einen kleinen Teil der Funde präparierte J. Lehmkuhl, Ludwigsburg. Bei den Geländearbeiten halfen außerdem zeitweise H. U. Flügge, D. Hagmann, N. Adorf, S. Müller, M. G. Katzur, J. Lehmkuhl und M. Herrmann, alle Ludwigsburg.

Wichtige Literaturhinweise kamen von Prof. Dr. G. E. G. Westermann, Hamilton. Die fotografischen Arbeiten führte H. Lumpe, Ludwigsburg, durch. Das Manuskript wurde von Dr. G. Bloos, Ludwigsburg, durchgesehen, der außerdem wertvolle Anregungen gab. Allen genannten Personen sei hiermit besonders gedankt.

2. Profile und Fossilführung

2.1. Profil im Klingenbachtal

Das Profil in den Bathonium/Callovium-Grenzschichten öffnete sich im Frühjahr 1980 infolge von ausgedehnten Hangrutschungen an der Nordseite des Klingenbachtals. Es liegt nur etwa knapp 100 m nördlich der abgerutschten Straße Bisingen—Albstadt-Onstmettingen und gehört noch zum Gemarkungsgebiet der Gemeinde Thanheim. Durch umfangreiches Nachgraben konnte eine

Schichtenfolge von der Fuscus-Bank bis zum Unteren Ornaten-Ton freigelegt und auf Ammoniten durchsucht werden. Die größte Ammonitenhäufigkeit liegt im Bereich Aspidoides-/Macrocephalen-Oolith.

Die Fuscus-Bank besteht aus einem etwa 10—20 cm mächtigen, grauen, oft pyritführenden und splittrigharten Kalkmergelstein. Sie kann stellenweise in Knollen aufgelöst sein. Nur ein kleiner Bereich von ihr konnte aufgegraben werden. Es fanden sich dabei keine Ammoniten. Aufgrund ihrer lithostratigraphischen Position und ihrer lithologischen Ausbildung besteht aber kein Zweifel an ihrer Identität. Sie wird von einer etwa 60 cm mächtigen Tonschicht überlagert, die ebenfalls keine Ammoniten lieferte. Auf diese folgt ein etwa 60 cm mächtiger, oolithischer Schichtkomplex, den der Verfasser entsprechend Hahn & Schädel (1967) als Aspidoides-Oolith bezeichnet.

Der Aspidoides-Oolith beginnt im untersuchten Profil mit einer etwa 10 cm mächtigen, in Knollen aufgelösten, oolithischen Kalkmergel-Bank, die sehr fossilarm zu sein scheint. Darüber folgen etwa 20—30 cm mächtige oolithische Tonmergel, in deren oberen Teil vereinzelt oolithische Kalkmergel-Knollen eingeschaltet sein können. Nach oben schließt der Aspidoides-Oolith mit zwei je etwa 5—15 cm mächtigen, oolithischen Kalkmergel-Bänken ab. Die Mächtigkeit dieser Bänke kann im Aufschlußbereich stark schwanken. Aus der unteren der beiden Bänke konnten keine Ammoniten geborgen werden. Die obere Bank ist dagegen stellenweise reich an Ammoniten, besonders dort, wo sie am stärksten anschwillt. Im Vergleich mit dem darüberliegenden Macrocephalen-Oolith ist sie insgesamt aber doch wesentlich fossilärmer.

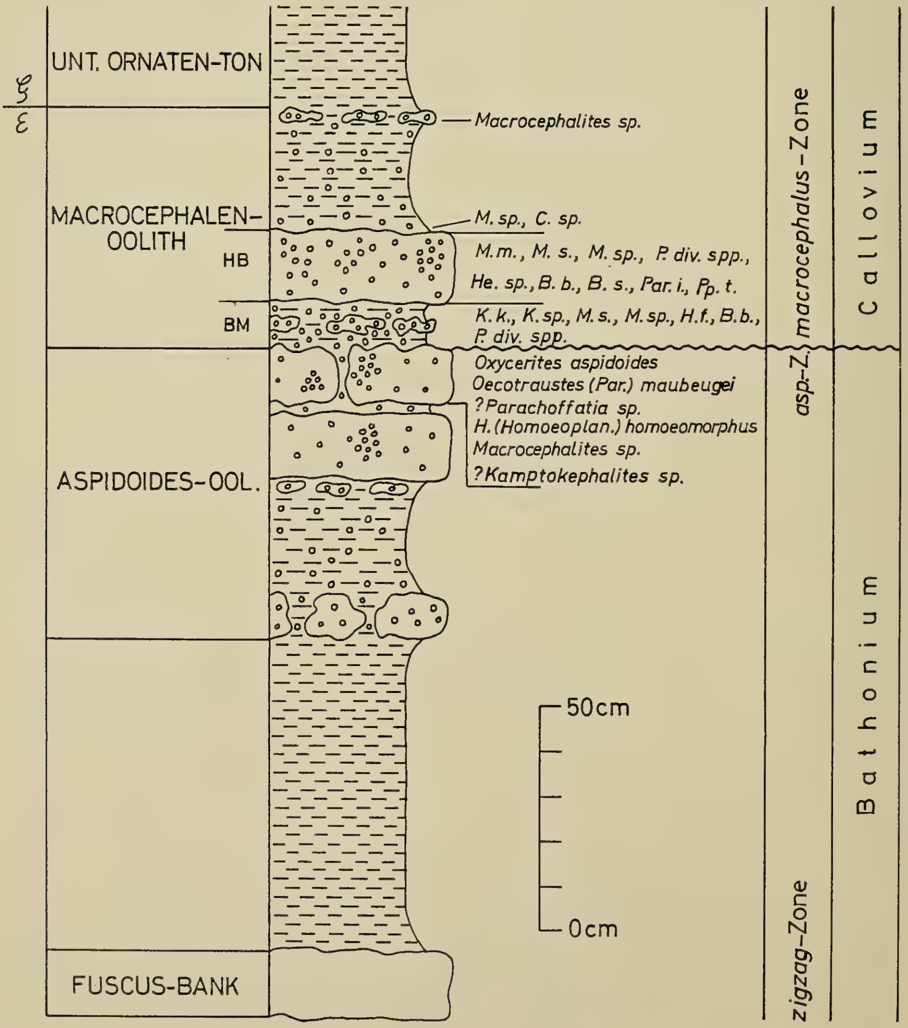
Die aus dieser oberen Bank geborgene Ammonitenfauna verteilt sich auf nur wenige Gattungen und Arten. Am häufigsten ist das Leitfossil *Oxycerites aspidoides,* von dem 8 Exemplare in verschiedensten Größenstadien geborgen werden konnten. Die meisten Exemplare liegen in Schalenerhaltung vor. Die zweithäufigsten Ammoniten gehören zur Gruppe der Perisphincten. Neben *Homoeoplanulites (H.) homoeomorphus* fand sich noch ein Perisphinctide von etwa 30 cm Durchmesser, der sowohl Merkmale von *Choffatia* als auch von *Procerites* aufweist. Er wird mit Vorbehalt zur Gattung *Parachoffatia* gestellt. Wahrscheinlich handelt es sich bei dem Exemplar um eine bisher noch nicht bekannte Perisphincten-Art aus dem Ober-Bathonium. Es stellt eine Übergangsform zwischen *„Sivajiceras“ congener* (Waagen 1875) und *„Procerites“(?) hians* (Waagen 1875) dar. In der gleichen Bank des Aspidoides-Ooliths fanden sich außerdem noch zwei Exemplare von *Oecotraustes (Paroecotraustes) maubeugei* und zwei kleine Macrocephaliten. Über die Bedeutung der überraschend tiefen Funde von Macrocephaliten siehe mehr im Schlußkapitel. Aufgrund des Vorkommens von *O. aspidoides* wird der Aspidoides-Oolith in Württemberg und in der Wutach-Gegend in die *aspidoides*-Zone gestellt (Hahn & Schädel 1967). Die Oberfläche der obersten Bank des Aspidoides-Ooliths ist stark gewellt und zeigt Anzeichen von Omission (siehe auch S. 11). Sie bildet die Grenze zum darüberliegenden Macrocephalen-Oolith.

Der Macrocephalen-Oolith beginnt mit einer etwa 10 cm mächtigen oolithischen Mergellage, die sehr dicht mit Eisenooiden erfüllt ist (im Gegensatz zum darunterliegenden Aspidoides-Oolith, der Ooide nur nesterartig angereichert führt). In diese basale oolithische Mergellage des Macrocephalen-Ooliths — hier als Basis-Mergellage bezeichnet — können stellenweise oolithische Kalkmergel-Konkretionen eingelagert sein.

Die Basis-Mergellage ist besonders reich an Perisphincten, während die sonst für den Macrocephalen-Oolith typischen Macrocephaliten zwar vorhanden, aber seltener sind als höher. *Bullatimorphites* fand sich in dieser Lage nur in 2 Exemplaren, während in ihr das Hauptlager von *Kepplerites* (*K.*) *keppleri* liegt. *Kepplerites keppleri* fand sich jedenfalls nicht in der darüberliegenden, hier sogenannten Hauptbank des Macrocephalen-Ooliths.

Diese Hauptbank, etwa 15 cm mächtig, besteht aus blaugrauem, verwittert braunem Kalkmergel, in dem die Ooide in Nestern auftreten. Die Ooidführung ist geringer als die der Mergellage darunter. Die Fossilien treten in der Hauptbank meistens nesterartig auf. Sie ist der fossilreichste Horizont im gesamten Profil.

In der Bank liegt das Hauptvorkommen der Macrocephaliten. Die Formenvielfalt der gefundenen Perisphincten ist wie in der Basis-Mergellage groß. Da die systematische Bearbeitung der süddeutschen Callovium-Perisphincten noch


ζ
ε
UNT. ORNATEN-TON
MACROCEPHALEN-OOLITH
HB
BM
ASPIDOIDES-OOL.
FUSCUS-BANK
Macrocephalites sp.
M. sp., C. sp.
M.m., M. s., M. sp., P. div. spp.,
He. sp., B. b., B. s., Par. i., Pp. t.
K. k., K. sp., M. s., M. sp., H.f., B.b.,
P. div. spp.
Oxycerites aspidoides
Oecotraustes (Par.) maubeugei
?Parachoffatia sp.
H. (Homoeoplan.) homoeomorphus
Macrocephalites sp.
?Kamptokephalites sp.
50cm
0cm
macrocephalus-Zone
asp.-Z.
zigzag-Zone
Callovium
Bathonium

aussteht, sah sich der Verfasser nicht in der Lage, im Rahmen vorliegender Arbeit eine genauere Bestimmung der einzelnen Formen zu geben. Unter den oppeliiden Ammoniten überwiegt die Gattung *Hecticoceras;* andere mikroconche Oppelien konnten noch nicht bestimmt werden. In der Hauptbank liegt auch das Hauptvorkommen von *Cadoceras.* In der Slg. HUGGER, A.-Onstmettingen, befindet sich von der Fundstelle im Klingenbachtal ein Exemplar mit dem überraschend großen Durchmesser von 10 cm. Als große Seltenheit kommen in der Hauptbank auch hin und wieder Phylloceraten vor (nicht geborgene Abdrücke im Abraum). Die Ammonitengattung *Bullatimorphites* ist in der Hauptbank am häufigsten und sehr gut erhalten. Es fanden sich sowohl makroconche wie mikroconche Exemplare, letztere teilweise noch mit Resten von Mündungsohren.

Eine große Überraschung bedeutete in der Hauptbank das Vorkommen von heteromorphen Ammoniten, vertreten durch die Gattung *Parapatoceras* sowie sehr viele Exemplare der Gattung *Paracuariceras.* Über dieses Vorkommen soll in einer gesonderten Arbeit ausführlich berichtet werden.

Auf die sogenannte Hauptbank folgt eine bis 30 cm mächtige oolithische Tonmergel-Schicht, in der hin und wieder oolithische Kalkmergel-Knollen auftreten. Die Tonmergelschicht wird durch eine etwa 5 cm dicke oolithische Kalkmergel-Knollenlage überlagert, in der noch ein *Macrocephalites* gefunden wurde. Mit dieser Knollenlage endet der Macrocephalen-Oolith. Die *macrocephalus*-Zone scheint noch einige Dezimeter in den darüberliegenden Unteren Ornaten-Ton zu reichen, wie pyritisierte Innenwindungen von *Macrocephalites* aus diesem Niveau, gefunden im nahegelegenen Klingenbach, belegen. Der Ornaten-Ton wurde im Rahmen vorliegender Arbeit nicht näher untersucht.

Da das bei der Grabung im Klingenbachtal geborgene Material sehr umfangreich ist, und seine vollständige Präparation noch lange Zeit in Anspruch nehmen wird, kann der hier gegebene Faunenüberblick nur vorläufig sein. Es ist zu erwarten, daß sich die angeführte Fossilliste noch erheblich erweitert.

Abb. 1. Feinstratigraphie und Verbreitung der Ammoniten im Bereich der Bathonium/Callovium-Grenzschichten im Profil vom Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim, Zollernalb.

Abkürzungen:

HB = sogenannte Hauptbank des Macrocephalen-Ooliths
BM = sogenannte Basis-Mergellage des Macrocephalen-Ooliths
asp.-Z. = *aspidoides*-Zone (inklusive fragliche Reste der *discus*-Zone)
M. = *Macrocephalites*
M. m. = *Macrocephalites macrocephalus*
M. s. = *Macrocephalites subtrapezinus*
C. = *Choffatia*
He. = Hecticoceraten
P. = Perisphinctiden
B. b. = *Bullatimorphites bullatus*
B. s. = *Bullatimorphites suevicus*
K. = *Kepplerites*
K. k. = *Kepplerites keppleri*
H. f. = *Homoeoplanulites funatus*
Par. i. = *Paracuariceras incisum*
Pp. t. = *Parapatoceras tuberculatum*

2.2. Profil Hausen im Killertal

Bei Ausschachtungsarbeiten für ein Klärwasser-Rückhaltebecken in Hausen im Killertal unmittelbar neben dem Bachbett der Starzel wurde eine Schichtenfolge

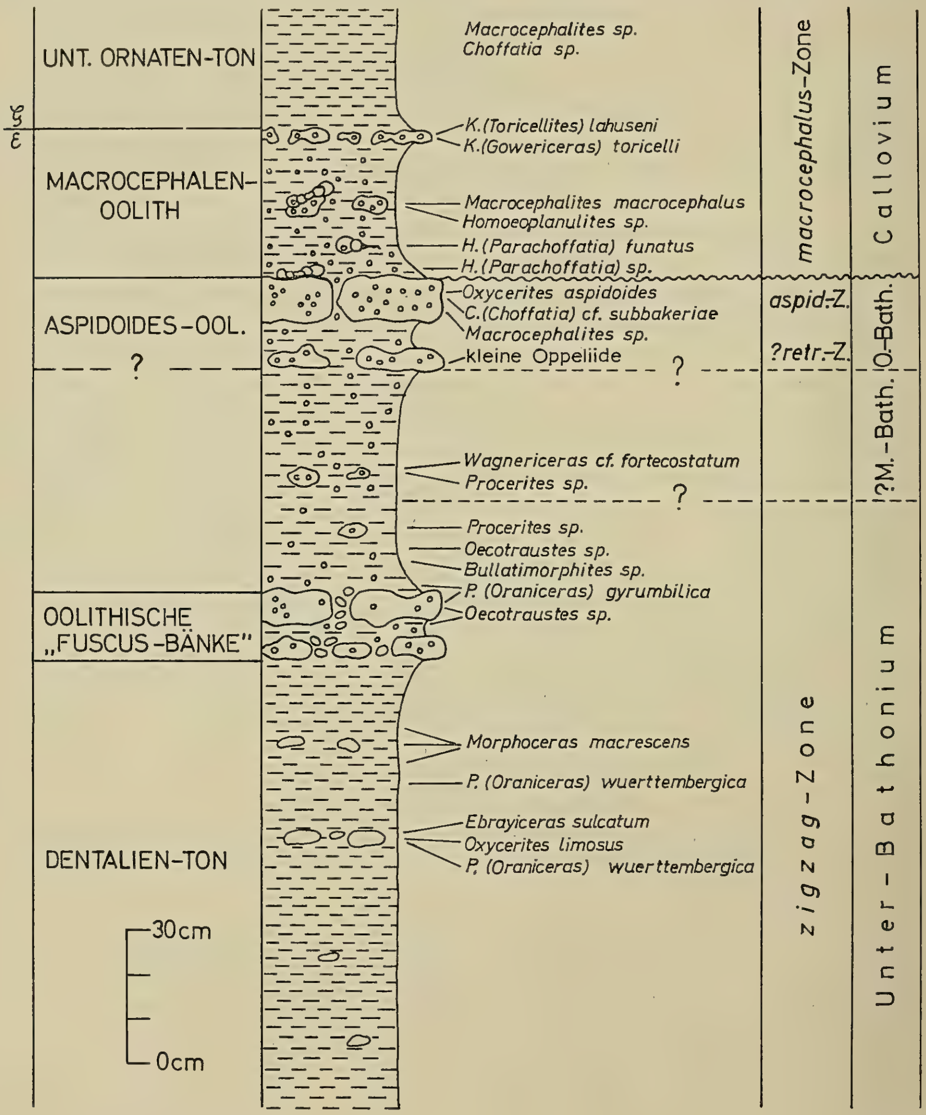

UNT. ORNATEN-TON
ξ
ε
MACROCEPHALEN-OOLITH
ASPIDOIDES-OOL.
?
OOLITHISCHE „FUSCUS-BÄNKE"
DENTALIEN-TON
30cm
0cm
Macrocephalites sp.
Choffatia sp.
K.(Toricellites) lahuseni
K.(Gowericeras) toricelli
Macrocephalites macrocephalus
Homoeoplanulites sp.
H.(Parachoffatia) funatus
H.(Parachoffatia) sp.
Oxycerites aspidoides
C.(Choffatia) cf. subbakeriae
Macrocephalites sp.
kleine Oppeliide
?
Wagnericeras cf. fortecostatum
Procerites sp.
?
Procerites sp.
Oecotraustes sp.
Bullatimorphites sp.
P. (Oraniceras) gyrumbilica
Oecotraustes sp.
Morphoceras macrescens
P. (Oraniceras) wuerttembergica
Ebrayiceras sulcatum
Oxycerites limosus
P. (Oraniceras) wuerttembergica
macrocephalus-Zone
aspid.-Z.
?retr.-Z.
zigzag-Zone
Callovium
O.-Bath.
?M.-Bath.
Unter-Bathonium

Abb. 2. Feinstratigraphie und Verbreitung der Ammoniten im Bereich der Bathonium/Callovium-Grenzschichten im Profil von Burladingen-Hausen im Killertal, Zollernalb.

Abkürzungen:

aspid.-Z. = *aspidoides*-Zone (inklusive fragliche Reste der *discus*-Zone)
?*retr.*-Z. = ?*retrocostatum*-Zone
P. = *Parkinsonia*
C. = *Choffatia*
K. = *Kepplerites*

vom Unter-Bathonium (Dentalien-Ton) bis zum Unter-Callovium (Unterer Ornaten-Ton) aufgeschlossen. Mehrtägige Grabungen erbrachten eine genau horizontierte Ammonitenfauna, mit deren Hilfe die Schichtenfolge biostratigraphisch gut gegliedert werden konnte.

Von der liegenden Schicht, dem Dentalien-Ton, waren die obersten 3—4 m aufgeschlossen. Er stellt eine Tonsteinfolge dar, in die immer wieder Karbonat-Konkretionen eingeschaltet sind. Diese führen besonders im obersten Meter eine körperlich erhaltene Ammonitenfauna. In den tonigen Schichten sind die Ammoniten dagegen überwiegend flachgedrückt und dann kaum noch bestimmbar.

Aus dem obersten Bereich des Dentalien-Tons konnten folgende Ammoniten geborgen werden: *Parkinsonia (Oraniceras) wuerttembergica, Oxycerites limosus, Ebrayiceras sulcatus* (in besonders vollständiger Erhaltung mit Mündungsohren) und *Morphoceras macrescens* in einem großen Exemplar. Diese Ammonitenfauna belegt die *macrescens*-Subzone der *zigzag*-Zone (Unter-Bathonium), die schon HAHN (1968: 15) von anderen Gegenden des Schwäbischen Juras in diesem Niveau nachweisen konnte.

Auf den Dentalien-Ton folgt im Profil Hausen eine etwa 1,20 m mächtige, überwiegend tonige Oolith-Serie, die sich aufgrund ihres Fossilinhalts in verschiedene markante Horizonte untergliedern läßt. Die Ooide sind chamositisch und sowohl im Ton als auch in den knolligen Kalkmergelbänken nesterartig angereichert. Die Gesteinsfarbe ist in unverwittertem Zustand überwiegend grau bis blaugrau.

Die tiefste Schicht dieser oolithischen Serie besteht aus 2 Kalkmergelbänken, von der die untere die geringermächtige ist. Beide Bänke können mit Vorbehalt als Äquivalent zur Fuscus-Bank betrachtet werden. Kleinere Karbonat-

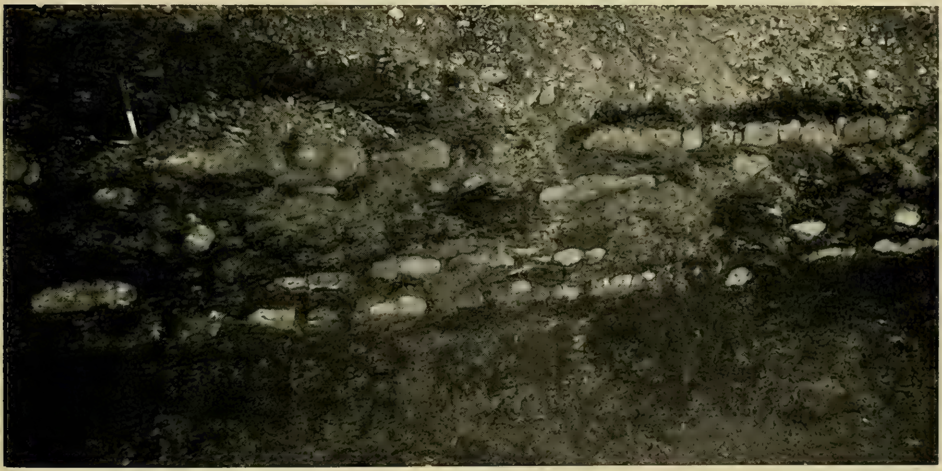


Abb. 3. Bathonium/Callovium-Grenzschichten von Burladingen-Hausen im Killertal, Zollernalb (Foto von R. HUGGER 1979). Vgl. Abb. 2.
Tone oberhalb der Bankfolge (beim Hammer): Macrocephalen-Oolith.
Bankfolge: obere zwei Laibstein-Bänke: Aspidoides-Oolith; untere zwei Laibstein-Bänke: oolithische „Fuscus-Bänke".
Tone unterhalb der Bankfolge: Dentalien-Ton.

Konkretionen füllen oft die Zwickel zwischen den einzelnen Laibsteinen. Die Oberseiten der Laibsteine scheinen freigespült worden zu sein. Stark aufgearbeitete Fossilien liegen auf der Oberseite der oberen der beiden Bänke. Die Laibsteine selbst sind stark durchwühlt. In ihrem basalen Bereich sind stellenweise angelöste, fragmentäre Belemnitenreste angereichert. Vereinzelt finden sich im Bankinnern Fragmente von großen Oraniceraten. Daneben kommen schlecht erhaltene Exemplare der Gattung *Oecotraustes* vor. Beide Formen reichen über die oberste Bank bis in den oolithischen Ton hinein.

Der oolithische Ton führt noch in seiner unteren Hälfte eine Ammonitenfauna, die auf Unter-Bathonium (*zigzag*-Zone) hinweist: *Bullatimorphites* sp., *Oecotraustes* sp. und *Procerites* sp. Aufgrund ihrer schlechten Erhaltung sind die Funde nicht näher bestimmbar. In der oberen Hälfte dieses oolithischen Tonhorizontes sind Ammoniten außerordentlich selten. Dennoch gelangen nach intensiver Suche in einer Aufarbeitungslage, die stellenweise Knollen führt, einige wenige Ammonitenfunde. Diese konnten wie folgt bestimmt werden: *Procerites* sp. und *Wagnericeras* cf. *fortecostatum.* Mit letzterem könnte vielleicht ein Hinweis auf das Mittel-Bathonium gegeben sein. Die in der oolithischen Tonserie immer wieder auftretenden oolithischen Kalkmergel-Konkretionen sind meistens fossilleer.

Etwas fossilreicher sind dann die folgenden laibsteinförmigen Oolithbänke, die hier als eigentlicher Aspidoides-Oolith angesprochen werden. Die untere der beiden Aspidoides-Bänke führt stellenweise eine große Zahl kleiner, unbestimmbarer Oppelien. Vielleicht ist diese Bank zur *retrocostatum*-Zone des Ober-Bathoniums zu stellen. In der oberen, erheblich mächtigeren, ebenfalls oolithischen Kalkmergelbank finden sich nesterartig angehäuft sehr gut erhaltene Fossilien. Es handelt sich meistens um *Oxycerites aspidoides* (Taf. 1, Fig. 2) und um Perisphincten der Art *Choffatia (Ch.)* cf. *subbakeriae* (Taf. 1, Fig. 3), darunter ein Exemplar von ca. 40 cm Durchmesser. Außerdem fanden sich in diesem Niveau, wie auch schon im Profil vom Klingenbachtal, zwei typische *Macrocephalites* sp. Aufgrund des Vorkommens von *Oxycerites aspidoides* wird diese Bank in die *aspidoides*-Zone gestellt.

Auf den Aspidoides-Oolith folgt der Macrocephalen-Oolith mit scharfer Grenze (Omissionsfläche). Er ist hier überwiegend als oolithischer Tonstein ausgebildet. In ihm finden sich stellenweise gehäuft Ammoniten, von denen manche konkretionsartig verhärtete, oolithische Kalkmergel-Kappen tragen. Bis auf Teile der Wohnkammer sind die meisten Ammoniten flachgedrückt. Macrocephaliten und Perisphincten, die aus Erhaltungsgründen meistens unbestimmbar sind, stellen das dominierende Faunenelement des Macrocephalen-Ooliths dar. Der im Aufschluß nur etwa 40 cm mächtige Horizont endet mit einer konkretionsartigen, dünnen, oolithischen Kalkmergelbank, die nesterartig massenhaft Innenwindungen von Keppleriten der Arten *K. (Gowericeras) toricelli* und *K. (Toricelliceras) lahuseni* führt. Ein solch fossilreiches Faziesstück ist in Abb. 4 wiedergegeben.

Im Aufschluß Hausen waren noch etwa 2 m des Unteren Ornaten-Tons aufgeschlossen. Aus ihm wurden vereinzelt schlecht erhaltene, meist pyritisierte Macrocephaliten und Choffatien geborgen. Die *macrocephalus*-Zone reicht damit auch in diesem Aufschluß bis in den Unteren Ornaten-Ton hinein. Ihre Obergrenze konnte nicht erfaßt werden.

In der näheren Umgebung des Hohenzollern und in A.-Margretshausen wurden weitere Profile im Grenzbereich Bathonium/Callovium aufgenommen. Sie unterscheiden sich aber von dem Profil im Klingenbachtal nur in Nuancen, weshalb auf eine gesonderte Beschreibung verzichtet wird.

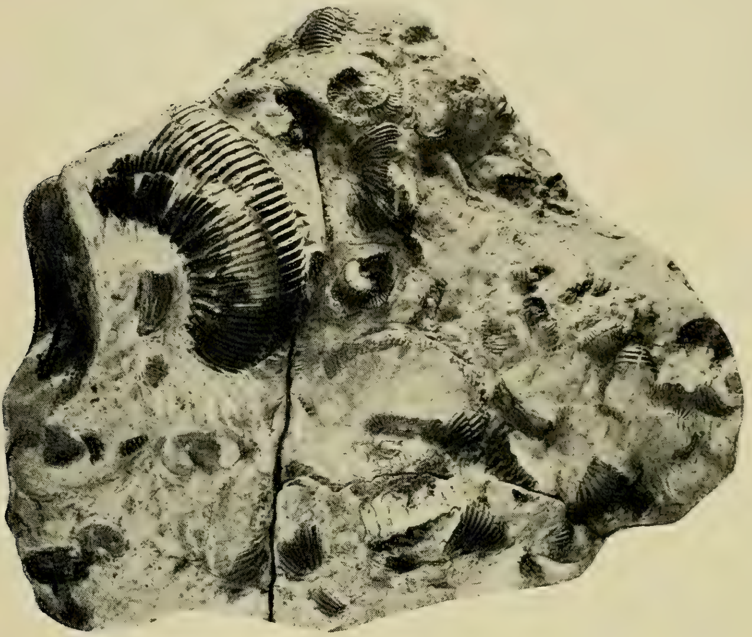


Abb. 4. Fossilknolle mit *Kepplerites (Gowericeras) toricelli* aus der oolithischen Knollenlage an der Oberkante des Macrocephalen-Ooliths, Burladingen-Hausen im Killertal, Zollernalb. SMNS Nr. 26268. — ×2/3.

3. Über die Macrocephaliten aus dem Aspidoides-Oolith

Bei Präparationsarbeiten am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg, entdeckte M. Kapitzke beim Auseinanderklopfen eines größeren Handstückes der obersten Bank des Aspidoides-Ooliths von Hausen Umrisse von in dieser Schicht nicht erwarteten Ammoniten. Es handelte sich hierbei, wie die Freilegung dann eindeutig zeigte, um zwei Exemplare der Gattung *Macrocephalites* s. str. Von den beiden Exemplaren konnte aber nur eines vollkommen freigelegt werden, das andere steckt noch im Gestein und ist nur anpräpariert. Aus dieser Bank stammen von der Fundstelle Hausen mehrere *Oxycerites aspidoides* und aus dem gleichen Handstück konnte eine große *Choffatia (Ch.)* cf. *subbakeriae* freigelegt werden. Das gemeinsame Vorkommen von O. *aspidoides* (Taf. 1, Fig. 2) und *Macrocephalites* sp. (Taf. 1, Fig. 6 und SMNS Inv.-Nr. 26123) im Aspidoides-Oolith (Ober-Bathonium), der von verschiedenen Autoren, z. B. Hahn & Schädel (1967), Hahn (1968; 1975), in die *aspidoides*-Zone gestellt wird, war so unerwartet, daß der Verfasser, obwohl die Fundumstände eindeutig waren, zunächst skeptisch blieb. Eine Umfrage bei Geologen und Fossilsammlern, die das Gebiet der Zollernalb gut kennen, brachte dann zwei weitere Fälle (Dr. A. Rieber, Reutlingen, und K. Biller, A.-Onstmettingen) von stratigraphisch so tiefen Macrocephaliten.

In der Erwartung, daß auch an anderen Fundpunkten entsprechend tiefe Macrocephaliten vorkommen müßten, wurde bei der Grabung im Macrocephalen-Oolith im Klingenbachtal auch der darunterliegende Aspidoides-Oolith freigelegt und durchgeklopft. Trotz der beträchtlichen Fossilarmut in diesem Horizont fanden sich tatsächlich zwei weitere Exemplare von Macrocephaliten zusammen mit mehreren *O. aspidoides,* verschiedenen Perisphincten und *Oecotraustes (Paroecotraustes) maubeugei* (Taf. 1, Fig. 1). Die beiden Macrocephaliten, von denen einer leider nur unvollständig geborgen werden konnte, sowie der abgebildete Fund von Hausen sind noch vollkommen gekammert und stellen damit nur Innenwindungen dar.

Die beiden auf Taf. 1 unter der Bestimmung *Macrocephalites* sp. abgebildeten Exemplare gleichen sich sowohl in der Skulptur als auch im Windungsquerschnitt. Bei beiden Exemplaren stehen die Hauptrippen verhältnismäßig dicht und spalten sich meistens in 2—3 Sekundärrippen auf. Die Rippen stehen radial. Der Nabel ist eng. Sehr ähnliche Formen wie die beiden aufgeführten Exemplare aus dem Aspidoides-Oolith finden sich auch in dem stratigraphisch jüngeren Macrocephalen-Oolith, sowohl in der Basis-Mergellage als auch in der Hauptbank. Die Funde aus dem Macrocephalen-Oolith sind aber meistens vollständiger und daher größer, was den Vergleich mit den Innenwindungen aus dem Aspidoides-Oolith erschwert.

Das mit Vorbehalt zu *Kamptokephalites* gestellte Exemplar (Taf. 1, Fig. 5) unterscheidet sich von den beiden Stücken erheblich. Es zeigt weitständige Hauptrippen, die deutlich flexuos verlaufen. Die Hauptrippen spalten sich in 2 Sekundärrippen; eine weitere Sekundärrippe kann ohne Verbindung zur Hauptrippe eingeschaltet sein. Der Nabel ist verhältnismäßig weit; der Windungsquerschnitt deutlich queroval. Die geringe Größe des vorliegenden Fundes erlaubt keine sichere Zuordnung zu einer bestimmten Gattung der Macrocephalitidae. Ähnlich große Innenwindungen von Macrocephaliten aus dem Macrocephalen-Oolith vom Klingenbachtal sind feiner berippt und involuter.

Die Fundschicht der vorgestellten Macrocephaliten, der Aspidoides-Oolith, wird von den Autoren Hahn & Schädel (1967), Hahn, Koerner & Malz (1971) und Hahn (1968; 1975) in die *aspidoïdes*-Zone gestellt. Der Verfasser möchte aber nicht vollkommen ausschließen, daß der Aspidoides-Oolith von Hausen

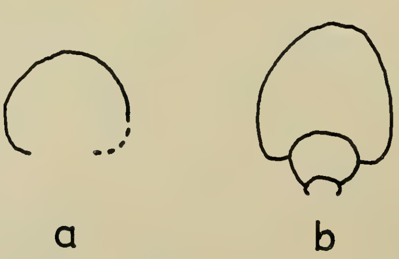


Abb. 5. Windungsquerschnitt von a. ?*Kamptokephalites* sp. (Exemplar von Taf. 1, Fig. 5), b. *Macrocephalites* sp. (Exemplar von Taf. 1, Fig. 4). — ×1.

und vom Klingenbachtal zumindest stellenweise noch Teile der darüber folgenden *discus*-Zone mit umfaßt. Es wäre immerhin vorstellbar, daß O. *aspidoides* in Südwestdeutschland bis in die *discus*-Zone hinaufreicht, und das Zonenleitfossil *Clydoniceras discus* sehr selten ist. Für die große Seltenheit von *Clydoniceras discus* wird in Südwestdeutschland zwar immer das Fehlen von Sediment aus der *discus*-Zone verantwortlich gemacht (HAHN 1968 u. a. Autoren), aber vielleicht erkennt man hier die *discus*-Zone in vielen Fällen nur nicht wegen der eben erwähnten möglichen Seltenheit ihres Indexfossils. Deshalb möchte der Verfasser für den Aspidoides-Oolith der Zollernalb und damit für die aus ihm geborgenen Macrocephaliten als Fundalter die *discus*-Zone keineswegs völlig ausschließen.

Weder bei CALLOMON (1971) noch bei THIERRY (1978), den beiden einzigen neueren Abhandlungen über *Macrocephalites*, finden sich eindeutige Hinweise auf europäische Vorkommen von Macrocephaliten aus dem Ober-Bathonium. So geht THIERRY (1978: 451) davon aus, daß die Gattung *Macrocephalites* an der Basis des Calloviums einsetzt, auch wenn er diese in seinem Stammbaum (THIERRY 1978: Abb. 5), der auf die Angaben von SPATH (1927—33) zurückgeht, im Ober-Bathonium beginnen läßt. Nach THIERRY (1978: 451) sind die stratigraphisch tiefsten Macrocephaliten *Kamptokephalites dimerus*, *K. rotundus* und *Macrocephalites subtrapezinus*. Diese sollen zusammen mit *Bullatimorphites bullatus*, *Bomburites microstoma*, *Choffatia*, *Homoeoplanulites* und Oppelien wie *Oxycerites* erstmals auftreten. THIERRY (1978: 451) bezeichnet diese Vergesellschaftung als „faune éocallovienne européenne". Vergleicht man diese Ammonitenvergesellschaftung mit der des Aspidoides-Ooliths der Zollernalb, so ergeben sich in der Tat gewisse Übereinstimmungen. Danach müßte man den Aspidoides-Oolith, folgte man der Auffassung von THIERRY (1978), entweder in das früheste Callovium stellen, oder man müßte ihn als Horizont starker Faunenmischung auffassen, in dem Ammoniten der *aspidoides*-, *discus*- und tiefsten *macrocephalus*-Zone gemeinsam vorkommen. Im ersten Fall wären die *aspidoides*- und die *discus*-Zone Subzonen der *macrocephalus*-Zone. Ließen sich die auf Taf. 1, Fig. 4 u. 6 abgebildeten *Macrocephalites* sp. eindeutig als *M. macrocephalus* bestimmen, so wäre nach CALLOMON (1964), der das Callovium mit dem Erstauftreten dieser Leitart beginnen läßt, der Aspidoides-Oolith ebenfalls in die *macrocephalus*-Zone zu stellen, zudem aber würden die *aspidoides*- und die *discus*-Zone Bestandteil der *macrocephalus*-Subzone und damit hinfällig.

Für den zweiten Fall, Annahme einer Faunenmischung, müßten sowohl sedimentologische als auch eindeutige paläontologische Hinweise gegeben sein, sieht man einmal von den Macrocephaliten selber ab. Faunenmischung als Folge von Aufarbeitung müßte unterschiedlichen Erhaltungszustand und verschiedenes Füllsediment bei den Ammoniten zur Folge haben. Dies ist jedoch nur an der Oberfläche des Aspidoides-Ooliths gegeben, die deutliche Zeichen von Omission trägt. Hier liegen stellenweise stark angelöste, fragmentäre O. *aspidoides* neben völlig verschieden erhaltenen Ammoniten der *macrocephalus*-Zone. Diese weist auf Aufarbeitung zur Zeit der *macrocephalus*-Zone hin, wodurch vielleicht Sediment der *discus*-Zone völlig und solches der *aspidoides*-Zone teilweise weggeführt wurde. Jedenfalls ist bisher nirgendwo im Bereich des Schwäbischen Juras Sediment der *discus*-Zone eindeutig nachgewiesen worden; einziger Hinweis sind zwei Funde von *Clydoniceras discus* (RIEBER 1961; HAHN 1968), die beide auf der welligen Schichtoberseite des Aspidoides-Ooliths gelegen haben dürften und deutliche Spuren von Anlösung und Aufarbeitung zeigen, wie der letztgenannte Autor schreibt.

In der geringmächtigen Aspidoides-Bank selbst, aus deren Innerem die oben geschilderten Ammoniten der *aspidoides*-Zone stammen, gibt es keine Anzeichen von Omission. Die Bank stellt sich als homogener, wenig durchwühlter, oolithischer Kalkmergelstein dar. Bei Kondensation müßten in der Aspidoides-Bank auch typische Ammoniten der *discus*- und der tiefsten *macrocephalus*-Zone zu finden sein, so z. B. Clydoniceraten und Keppleriten, was bisher nirgendwo der Fall war. Die Begleitfauna der Macrocephaliten aus dem Aspidoides-Oolith weist vielmehr typische Elemente der *aspidoides*-Zone auf, wie sie z. B. aus England durch ARKELL (1951—59) und TORRENS (1971) bekannt geworden sind.

Es liegt somit nahe, als Fundalter für die Macrocephaliten aus dem Aspidoides-Oolith Ober-Bathonium anzunehmen. Tatsächlich finden sich schon in älterer Literatur (SPATH 1927, ROZYCKI 1953, COLLIGNON 1964) Hinweise auf *Macrocephalites* aus dem Ober-Bathonium. So könnte man ohne Schwierigkeiten für die von WAAGEN (1875) und SPATH (1927) aus Kutch (Indien) angeführte Macrocephaliten-führende Ammonitenfauna der „Patchan Group“ Ober-Bathonium-Alter annehmen; das hat SPATH (1927) sogar selbst getan, bevor er sie später (SPATH (1933) ins Callovium (siehe auch THIERRY 1978: 453) stellte. Aus Europa, und zwar aus der Umgebung von Krakau (Polen), beschreibt ROZYCKI (1953: Tab. 12, Tab. 28, Tab. 59) ebenfalls Macrocephaliten *(Macrocephalites gracilis)* aus dem Ober-Bathonium, und zwar aus der *discus*-Zone.

Bei der überaus großen Formenvielfalt der Gattung *Macrocephalites* schon an der Basis *(macrocephalus*-Zone) des Calloviums liegt es auf der Hand, daß deren Entwicklungsgeschichte wesentlich weiter zurückreicht. Erfahrungsgemäß sind Frühformen einer Entwicklungsreihe selten. Dies gilt auch für die Macrocephaliten-Funde aus dem Aspidoides-Oolith der Zollernalb. Nur mit größtem Aufwand (umfangreiche, mehrere Tage andauernde Grabungen) war es möglich, die bisher einzigen 4 Funde aus dem Aspidoides-Oolith zu bergen. Weitere Grabungen in dieser Schicht sind geplant.

5. Literatur

ARKELL, W. J. (1951—1959): Monograph of the English Bathonian Ammonites. — Palaeontogr. Soc., **1950—1958**: 1—264, Abb. 1—83, Taf. 1—33; London.

BUCK, E., HAHN, W. & SCHÄDEL, K. (1966): Zur Stratigraphie des Bajocium und Bathonium (Dogger δ-ε) der Schwäbischen Alb. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **8**: 23—46, Taf. 4—9, Abb. 5—6; Freiburg i. Br.

CALLOMON, J. H. (1964): Notes on the Callovian and Oxfordian Stages. — *In:* Colloque Jurassique, Luxembourg 1962: 269—291; Luxembourg.

— (1971): On the type species of *Macrocephalites* ZITTEL 1884 and the type specimen of *Ammonites macrocephalus* SCHLOTHEIM 1813. — Paleontology, **14/1**: 114—130, 3 Abb., Taf. 15—18; London.

COLLIGNON, M. (1964): Le Bathonien marin à Madagascar. Limite supérieure. — Rapports et corrélations. — *In:* Colloque Jurassique, Luxembourg 1962: 913—919; Luxembourg.

HAHN, W. (1968): Die Oppeliidae BONARELLI und Haploceratidae ZITTEL (Ammonoidea) des Bathonium (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **10**: 7—72, 10 Abb., Taf. 1—5; Freiburg i. Br.

— (1975): Geologische Karte von Baden-Württemberg 1:25000. Erläuterungen zu Blatt 7620 Jungingen. 89 S., 17 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.

HAHN, W., KOERNER, U. & MALZ, H. (1971): Die Aufschlüsse im oberen Dogger (Bathonium-Callovium) im Albstollen der Bodenseewasserversorgung unter der Zollernalb (SW-Deutschland). — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **13**: 123—144, 3 Abb., Taf. 10—13; Freiburg i. Br.

HAHN, W. & SCHÄDEL, K. (1967): Die stratigraphische Stellung der *fuscus*-Bank im oberen Dogger ε (Bathonium) der Schwäbischen Alb. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **9**: 59—67, Abb. 4—6; Freiburg i. Br.

RIEBER, H. (1961): Ein *Clydoniceras discus* (SOW.) aus der „Fuscus-Bank" der Südwestalb. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1961/2**: 94—97, 2 Abb.; Stuttgart.

ROZYCKI, S. Z. (1953): Górny dogger i dolny malm Jury Krakowsko-Czestochowskiej. — Inst. geol. Prace, **17**: 1—337, 62 Abb.; Warszawa.

SPATH, L. F. (1927—1933): Revision of the Jurassic cephalopod faunas of Kachh (Cutch). — Mem. Geol. Surv. India. Palaeontologica Indica, N. S., **9/2** (1—6): 965 S., 9 Abb., 130 Taf., 1 Tab.; Calcutta.

THIERRY, J. (1978): Le genre Macrocephalites au Callovien inferieur (Ammonites, Jurassique moyen). — Mém. géol. Univ. Dijon, **4**: 490 S., 175 Abb., 36 Taf.; Dijon.

TORRENS, H. J. (1971): Standard zones of the Bathonian. — *In:* Colloque du Jurassique, Luxembourg 1967: 581—604; Luxembourg.

WAAGEN, W. (1875): Jurassic Fauna of Kutch. 1. The Cephalopoda. — Mem. Geol. Surv. India. Palaeontologica Indica, **1/4**: 107—247, Taf. 25—60; Calcutta.

Anschrift des Verfassers:

Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalplatz 3, 7140 Ludwigsburg.

Tafel 1

Fig. 1. *Oecotraustes (Paroecotraustes) maubeugei* STEPHAN.
Ober-Bathonium, Aspidoides-Oolith.
Neuer Bergrutsch im Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim, Zollernalb. SMNS Nr. 26127. Leg. A. LEHMKUHL. — ×1.

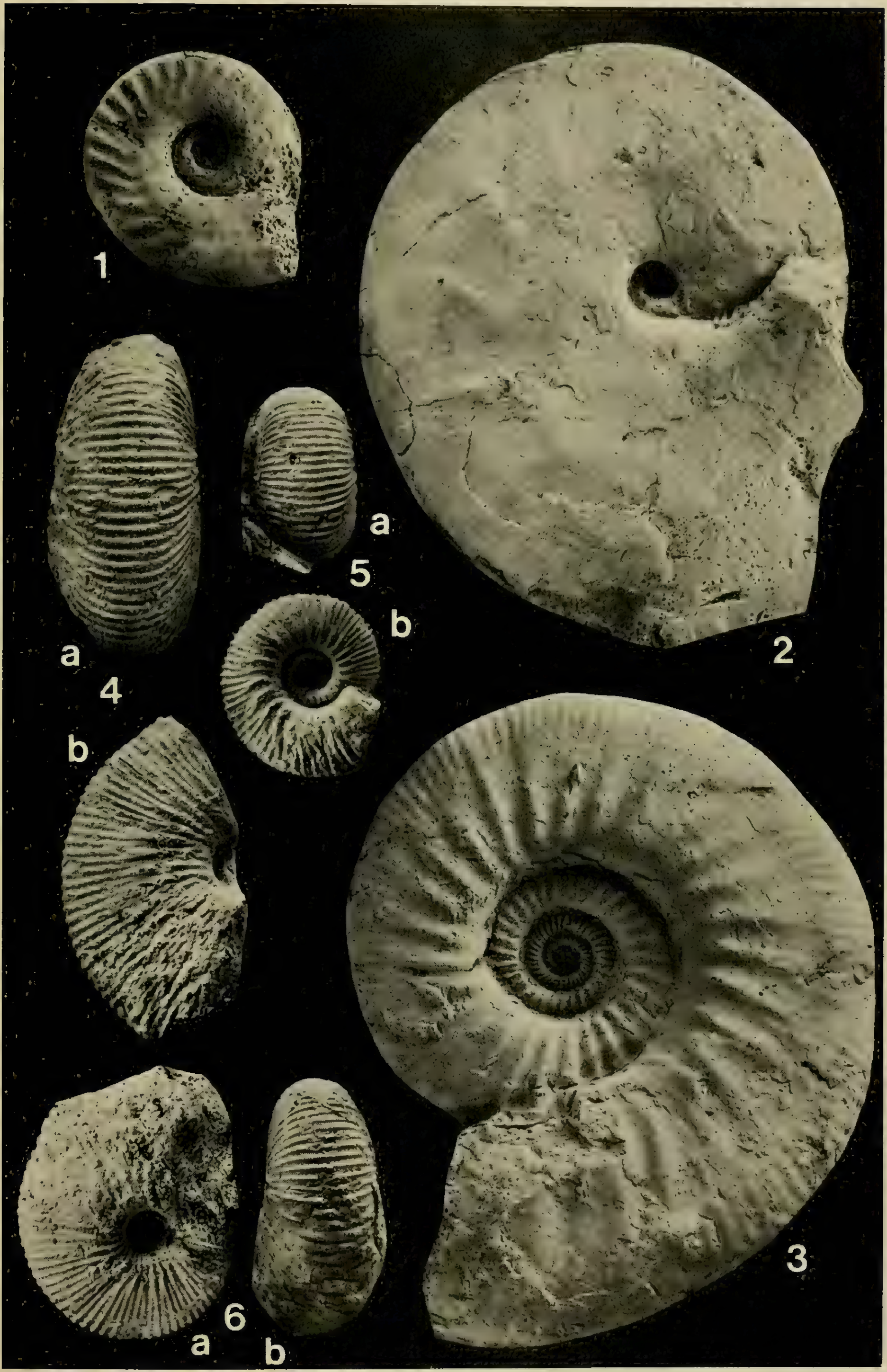
Fig. 2. *Oxycerites aspidoides* (OPPEL).
Ober-Bathonium, Aspidoides-Oolith.
Baugrube in Burladingen-Hausen i. K., Zollernalb. SMNS Nr. 26124. Geschenk von R. HUGGER. — ×1.

Fig. 3. *Choffatia (Choffatia)* cf. *subbakeriae* (D'ORB).
Ober-Bathonium, Aspidoides-Oolith.
Baugrube in Burladingen-Hausen i. K., Zollernalb. SMNS Nr. 26121. — ×2/3.

Fig. 4. *Macrocephalites* sp.
a: Ventralansicht, b: Lateralansicht.
Ober-Bathonium, Aspidoides-Oolith.
Neuer Bergrutsch im Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim, Zollernalb. SMNS Nr. 26125. Leg. M. KAPITZKE. — ×1.

Fig. 5. ?*Kamptokephalites* sp.
a: Ventralansicht, b: Lateralansicht.
Ober-Bathonium, Aspidoides-Oolith.
Neuer Bergrutsch im Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim, Zollernalb. SMNS Nr. 26126. Leg. M. KAPITZKE. — ×1.

Fig. 6. *Macrocephalites* sp.
a: Ventralansicht, b: Lateralansicht.
Ober-Bathonium, Aspidoides-Oolith.
Baugrube in Burladingen-Hausen i. K., Zollernalb. SMNS Nr. 26122. — ×1.


1
2
a
5
b
a
4
b
3
6
a
b

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

937
I

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 69	30 S.	Stuttgart, 1. 4. 1981

MAY 14 1982
LIBRARIES

Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain

The Dipnoans and Actinistians of the continental Upper Triassic of Morocco

Par Michel Martin, Ludwigsburg

Avec 1 planche et 5 figures

Abstract

The Upper Triassic localities of the Argana valley (Western Atlas, Morocco) have yielded two new ceratodontids, *Arganodus atlantis* MARTIN 1979 and *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979.

A.atlantis is represented by an almost complete skull roof, tooth plates and isolated bones. The tooth plates are very similar to those of *C. dorotheae* CASE 1921 (Upper Triassic, Texas). *A. atlantis* could be phyletically related to *C. multicristatus* VOROBJEVA 1968 (Lower Triassic, USSR) and to *C. tiguidiensis* TABASTE 1963 (Lower Cretaceous, Sahara).

Ceratodus arganensis has been erected for isolated dermal plates and tooth plates which are rather similar to those of *C. africanus* HAUG 1904 and *C. pectinatus* TABASTF 1963 (Lower Cretaceous, Sahara). The similarity between *A. atlantis* and *C. dorotheae* recalls that during the Upper Triassic no broad ocean separated Morocco from North America.

Résumé

Les gisements du Trias supérieur continental du couloir d' Argana (Atlas occidental, Maroc) ont Livré deux nouveaux Cératodontidés, *Arganodus atlantis* MARTIN 1979 et *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979.

Arganodus atlantis est représenté par un toit crânien et des plaques dentaires et dermiques isolées. *A. atlantis* est très comparable par ses plaques dentaires à *C. dorotheae* CASE 1923 (Trias supérieur, Texas). Il parait lié phylétiquement à *C. multicristatus* VOROBJEVA 1968 (Trias inférieur, URSS) et *C. tiguidiensis* TABASTE 1963 (Crétacé inférieur, Sahara).

Ceratodus arganensis est représenté par des plaques dentaires et des os isolés. Il est voisin de *C. africanus* HAUG 1904 (Crétacé inférieur, Sahara) et de *C. pectinatus* TABASTE 1963 (Crétacé inférieur, Sahara). La ressemblance entre *A. atlantis* et *C. dorotheae* rappelle que le Maroc et l'Amérique du Nord n'étaient pas séparés par un océan largement ouvert au Trias supérieur.

Zusammenfassung

Aus der kontinentalen Ober-Trias des Argana-Tales (westl. Atlas, Marokko) werden Funde von Ceratodontiden (*Arganodus atlantis* MARTIN 1979 und *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979) sowie ein Coelacanthiden-Rest beschrieben.

Arganodus atlantis ist durch ein fast komplettes Schädeldach, Zahnplatten sowie isolierte Knochen repräsentiert. Die Art steht *C. dorotheae* CASE 1921 (Ober-Trias, Texas), *C. multicristatus* VOROBJEVA 1968 (Unter-Trias, Sowjetunion) und *C. tiguidiensis* TABASTE 1963 (Unter-Kreide der Sahara) nahe. Die paläogeographische Bedeutung der engen Verwandtschaft mit der nordamerikanischen Art *C. dorotheae* wird diskutiert.

C. arganensis ist vertreten durch Zahnplatten (Typus) und isolierte Knochen. Die Zahnplatten sind ähnlich denen von *C. africanus* HAUG 1904 und *C. pectinatus* TABASTE 1963 (Unter-Kreide der Sahara).

Ein fragmentärer Unterkiefer eines Coelacanthiden, dessen Erhaltung eine nähere Bestimmung nicht zuließ, wird beschrieben.

Sommaire

1. Le cadre géologique et géographique . . . .
2. Les Dipneustes: I. *Arganodus atlantis* MARTIN 1979 . . . .
  2.1. Le toit crânien . . . .
    Les plaques dermiques . . . .
    Les canaux sensoriels . . . .
    La taille d'*Arganodus atlantis* . . . .
    Comparaisons . . . .
  2.3. La mâchoire inférieure . . . .
    Le préangulaire . . . .
    Le splénial . . . .
    Comparaison avec *Neoceratodus* . . . .
  2.3. Les autres restes osseux . . . .
  2.4. Les plaques dentaires . . . .
    Comparaisons . . . .
3. Les Dipneustes: II. *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979 . . . .
    Description . . . .
    Comparaisons . . . .
4. Conclusions sur les Dipneustes . . . .
5. Actinistien: Coelacanthidé indet. . . . .
6. Conclusions générales . . . .
7. Bibliographie . . . .

1. Le cadre géologique et géographique

Les Dipneustes et Actinistiens décrits ici proviennent de 3 gisements situés dans le »couloir permo-triasique« d'Argana Bigoudine formé en majorité de grès rouges. Cet ensemble constitue une dépression d'origine torrentielle séparant le Haut Atlas paléozoïque à l'Est des plateaux jurassiques et crétacés à l'Ouest. Le couloir est dirigé Nord-nord-est/Sud-sud-ouest et débouche brusquement sur la plaine de Sous (fig. 1).

Coupe de la base au sommet des formations permiennes et triasiques à la hauteur d'Argana (DUTUIT 1976a):

Infra-Lias			
			discordance
	t8		
	t7	série supérieure	
Trias			
	t6		
			discordance
supé-rieur	t5*		
	t4	série intermédiaire	
	t3		
			discordance
	t2		
(?) Permien		série inférieure	
	t1		
			discordance
Paléozoïque certain			

* Grès et argiles silteuses qui ont livré les poissons.

La base de l'unité t5 a fourni les poissons. La faune de Vertébrés du t4 indique un âge Trias supérieur (Dutuit 1976b). Le t3 n'est pas daté paléontologiquement. A propos de l'âge de la série inférieure règne l'incertitude. D'après la flore elle serait triasique, tandis que d'après la faune d'Amphibiens elle serait permienne. Tandis que la nature des crânes d'Amphibiens lépospondyles est certaine, la flore est mal conservée et la détermination est douteuse (Dutuit 1976b). Bien qu'une persistance des Lépospondyles jusqu'au Trias soit possible il semble que cette série soit permienne.

Le matériel a été recueilli entre 1963 et 1968 par J. M. Dutuit. Les Dipneustes ont déjà été brièvement décrits (Martin 1979b). J'utilise la terminologie de Dutuit pour désigner les gisements du t5; sauf le gisement X, ils sont tous situés au Nord de Tizi n'Maâchou. Les poissons proviennent des gisements X, Xbis et XI. La plupart des restes de Dipneustes et l'angulaire d'Actinistien ont été fournis par les deux gisements X, distants de 150m environ. Le gisement XI a livré la faune la plus variée: une couche supérieure à poissons renferme des Dipneustes et des Actinoptérygiens; le niveau intermédiaire a fourni deux Dicynodontes, un petit Phytosaure et un Pseudosuchien. Un gros Dicynodonte provient du niveau inférieur.

Au contraire des Actinoptérygiens les restes des Dipneustes sont très bien conservés.

L'ensemble du matériel décrit ici est conservé à l'institut de Paléontologie (Museum national d'Histoire naturelle, Paris).

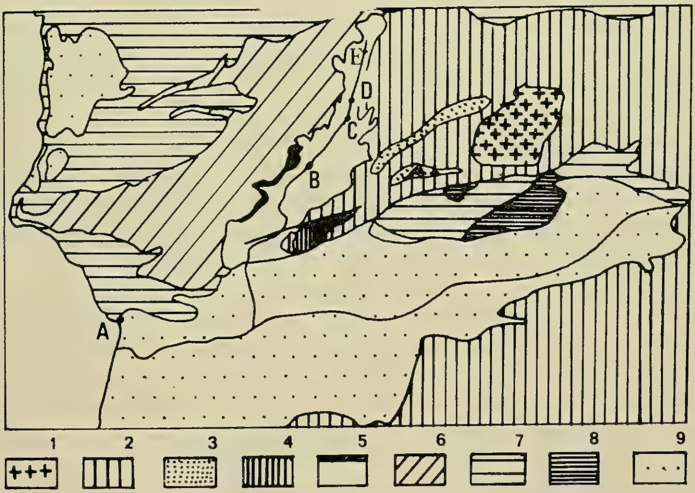


Fig. 1. Carte géologique du Haut Atlas occidental au 1/1000000e. 1: Cristallin; 2. Cambro-Silurien; 3: tufs volcaniques du Géorgien terminal; 4: Houiller; 5: Permo-Trias et basaltes sus-jacents; 6: Jurassique; 7: Crétacé; 8: Tertiaire; 9: Quaternaire; A: Agadir; B: Argana; C: Timezgadiouine; D: Aglagal; E: Tizi n'Maâchou.

2. Les Dipneustes: I. *Arganodus atlantis* MARTIN 1979

»Sous classe« Dipnoi MULLER 1844
Ordre Ceratodontiformes BERG 1940
Famille Ceratodontidae GILL 1872
Genre *Arganodus* MARTIN 1979

Arganodus atlantis MARTIN 1979
Pl. 1, a-f; fig. 2—4

*1979 *Arganodus atlantis* MARTIN, p. 89—91, fig. 1—3 [1979b].
1980 *Arganodus atlantis* MARTIN. — MARTIN, p. 5, 7, 10, pl. 1, fig. r [1980a].

Holotype: MARTIN 1979, fig. 1 et 2; Tal 303.

Locus typicus: couloir d'Argana (Maroc), gisement X (DUTUIT 1976a).

Stratum typicum: base des grès et argiles silteuses (t5).

Matériel: holotype (individu Tal 303, dermocrâne subcomplet, mandibule et plaques dentaires); individu Tal 304 (frontaux latéraux, rostrofrontal central, extrascapulaire, plaques dentaires supérieures et parasphénoide); individu Tal 333 (plaques dentaires supérieures, rostrofrontal central et os circumorbitaire). Pièces isolées: frontal latéral Tal 324, 301, 302, 305, 306, 307; pariétal latéral Tal 319 et 320; pariétal central Tal 308 et 309; extrascapulaire Tal 318 et 331; os circumorbitaire Tal 311; parasphénoide Tal 312; plaque dentaire supérieure Tal 317; splénial Tal 315 et 316; préangulaire Tal 313 et 314; ossification sclérotique Tal 321 et 322; cleithrum Tal 323; nageoire caudale Tal 336.

Diagnose: Dipneuste de dimensions comparables à celles de *Neoceratodus* et de *Tellerodus.* Toit crânien composé de 2 os impairs centraux et de 4 os pairs latéraux. Grand pariétal central plus long que large, rostrofrontal central aussi long que le précédent. Grand frontal latéral pourvu sur sa face interne d'un processus s'articulant avec le processus ascendens de la plaque dentaire supérieure. Extrascapulaire muni d'une longue expansion postérolatérale. Sillons sensoriels. Courbure du préangulaire plus prononcée que chez *Neoceratodus.* Plaques dentaires en forme de triangle rectangle. Crêtes tranchantes en éventail au nombre de 7 au moins. Parasphénoide plus étroit antérieurement que chez *Tellerodus.*

2.1. Le toit crânien

Les plaques dermiques

Fig. 2,3

L'usage des différentes terminologies alphabétiques est délicat au delà du Dévonien supérieur par suite de la réduction de la mosaïque dermique. J'utiliserai donc la terminologie HOLMGREN & STENSIÖ telle qu'elle a été employée par LEHMAN (1959, 1966, 1975). Pour moi cette terminologie n'implique pas des homologies strictes mais situe des territoires osseux.

La description de la face externe est fondée sur le toit crânien de l'holotype Tal 303 et complètée par le pariétal central Tal 308 et l'extrascapulaire Tal 318. Toutes les pièces conservées proviennent de sujets dont la longueur atteignait 1 m. Ces os sont épais au moins de 4 mm à l'exception du rostrofrontal central qui n'excède pas 2 mm en épaisseur. A l'exception du frontal latéral Tal 324 qui porte quelques rides les plaques dermiques ne sont pas ornées.

Le toit crânien de *A. atlantis* était composé de 2 séries latérales paires et d'une série centrale impaire. Chacune de ces séries comprend 2 os: dans la série centrale et d'avant en arrière le rostrofrontal central (fig. 2, Rfr. C) et le pariétal central (fig. 2, Pa.C), dans la série intermédiaire le frontal latéral (fig. 2, Fr. L) et le pariétal latéral (fig. 2, Pa.L) et dans la série latérale le dermosphénotique (fig. 2, Dsph.) non observé mais nécéssairement présent et l'extrascapulaire (fig. 2, Excp.).

Le rostrofrontal central (fig. 2) est large dans la région rostrale, il est plus étroit à l'arrière où un bec trapu s'encastre dans le pariétal central. La largeur maximum du rostrofrontal central est comprise une fois et demie dans sa longueur. Des stries convergent vers le centre de radiation, comme sur les autres os. Ce centre se trouve vers le ¼ antérieur de l'orbite. La suture entre les deux os centraux est située vers le bord postérieur de l'orbite, elle est perpendiculaire à l'axe longitudinal du crâne.

Le pariétal central (fig. 2, 3f) s'élargit jusqu'à son ⅓ antérieur puis se rétrécit. La largeur maximum est située entre les deux triples points de contact pariétal central, rostrofrontal central et frontal latéral. Cette largeur maximum est comprise une fois et demie dans la longueur. Le centre de radiation est situé à mi-distance entre la largeur maximum et la commissure supratemporale (cmst) qui traverse l'os vers son ⅓ postérieur. Les deux os centraux sont donc également développés et leurs proportions sont les mêmes.

Le grand axe et le bord orbitaire du frontal latéral (fig. 2, 3b) sont à peu près parallèles à l'axe du crâne, le bord antérieur de l'os se trouvant presque perpendiculaire à cette direction. Cet os est deux fois plus long que large. Le centre de radiation se trouve sur l'incurvation du canal supraorbitaire (soc) légèrement postérieur à l'orbite et près du bord mésial de l'os. Ordinairement la partie postérieure du frontal latéral forme une pointe en V. Le frontal latéral est aussi développé que les os centraux.

Le pariétal latéral (fig. 2, 3c) est large postérieurement et à peine plus long que large. Son axe longitudinal et son bord mésial sont parallèles à l'axe du crâne. Les sutures avec les os voisins sont rectilignes. Cet os s'étend moins loin vers l'arrière que le pariétal central et l'extrascapulaire. Le centre de radiation est situé sur la commissure supratemporale et est placé plus postérieurement que celui du pariétal central (fig. 2).

Le dermosphénotique n'est pas connu, il était de dimensions réduites. L'extrascapulaire (fig. 2, 3d) est composé d'une plaque antérieure et d'une expansion postérieure et latérale. L'axe de la plaque antérieure est oblique par rapport à l'axe du crâne. Cette plaque est plus longue que large. Le centre de radiation est situé au point de rencontre du canal infraorbitaire (ioc) et de la commissure supratemporale. Il est donc postérieur et latéral. Ce centre de radiation est aussi reculé que celui du pariétal latéral (fig. 2). Le bord latéral de la plaque antérieure s'affine en une mince lamelle. Chez *Neoceratodus* CASTELNAU (GUNTHER 1871) et chez *Sagenodus* OWEN (WATSON & GILL 1923) l'opercule s'étend jusque là. Cette lamelle doit correspondre à la lamelle d'articulation avec l'opercule.

La variation individuelle se manifeste surtout sur le frontal dont une dizaine d'exemplaires est connue. Le plus court mesure 75 mm et le plus long 95 mm; la variation de dimensions n'est pas négligeable mais la variation morphologique est plus nette encore. Sur les os Tal 304 la pointe postérieure se dédouble en W tandis que le bord antérieur, au lieu d'être perpendiculaire à l'axe du crâne, est nettement oblique ce qui confère une forme en pointe à l'avant de l'os.

La face interne des os est par, suite des recouvrements, légèrement différente de la face externe. Elle porte soit une surface de recouvrement qui déprime l'os (rostrofrontal central; extrascapulaire, fig. 3c) soit cette surface et une lamelle basale destinée à supporter les os voisins (pariétal central, fig. 3e et f; pariétal latéral, fig. 3g et h) soit enfin uniquement cette lamelle (frontal latéral, fig. 3b).

La face interne du toit crânien est intéressante par les reliefs du frontal latéral. La région orbitaire est limitée par une crête antérieure (fig. 3a, cra) qui se dirige antérieurement et latéralement et une crête postérieure (fig. 3a, crp) moins accusée qui est postérieure et latérale. Ces crêtes se réunissent à l'emplacement du centre de radiation d'où le processus articulaire (fig. 3a, pr) s'abaisse vers l'avant. L'extrémité de ce processus est creusée d'une encoche (fig. 3a, i) où vient se loger le processus ascendens ptérygopalatin (pl. 1h, prpa) de la plaque dentaire supérieure. Chez *Neoceratodus* ce mode d'articulation existe mais le processus est plus antérieur (GUNTHER 1871). Chez *Gnathorhiza* COPE (BERMAN 1976) les deux processus sont simplement accolés l'un à l'autre. La crête antérieure porte un relief en croissant (fig. 3a, rc) sur lequel se fixaient les muscles moteurs de l'oeil. Les crêtes du frontal latéral devaient concourir à fixer l'exosquelette sur le cartilage endocrânien. Le pariétal central est creusé par une gouttière longitudinale qui s'approfondit sous le centre de radiation formant une fosse ovale centrale (fig. 3e, foc). Des cannelures (fig. 3e can) encadrent la gouttière postérieurement. Le pariétal latéral (fig. 3h) porte transversalement un épaississement en sablier. Les muscles adducteurs de la mandibule devaient s'insérer sur les cannelures et ce relief en sablier comme ils se fixent sur la même région squelettique chez *Neoceratodus* (GUNTHER 1871).

Les canaux sensoriels

Fig. 2

Les canaux sensoriels étaient indépendants de l'os sous-jacent. L'enfoncement des plaques dermiques n'était cependant pas suffisant pour que la trace des organes sensoriels ne subsiste sous forme de sillons entaillant l'os ou parfois (frontal droit de l'holotype) de dépressions circulaires alignées (pl. 1d; fig. 2).

Le canal supraorbitaire (soc) pénètre dans les frontaux latéraux à l'angle antéro-latéral, il se dirige un peu obliquement vers l'arrière. Il s'incurve derrière l'orbite perpendiculairement à sa direction précédente et atteint la limite latérale de l'os au bord postérieur de l'orbite. Il se trouve alors très près du canal infraorbitaire (ioc) qui contourne l'orbite dans des os circumorbitaires losangiques comparables à ceux de *Sagenodus* (WATSON & GILL 1923). Avant de se poursuivre dans l'extrascapulaire le canal infraorbitaire devait rejoindre le canal supra-orbitaire dans un dermosphénotique petit mais indispensable. Sur l'extrascapulaire le canal infraorbitaire longe le bord latéral de l'os et atteint près du bord postérieur de la plaque la commissure supratemporale (cmst). Une légère dépression du bord postérieur de la plaque indique le raccordement du canal infraorbitaire avec le système de la ligne latérale. Le trajet de la commissure supratemporale est perpendiculaire à l'axe longitudinal. La commissure est plus ou moins sinueuse, sur le pariétal central elle décrit une convexité latérale antérieure sur laquelle se greffe un court sillon antéro-latéral. Il s'agit de la pit line antérieure (apl) qui se trouve presque en même position que chez *Sagenodus* (WESTOLL 1949) et que chez *Gnathorhiza* (BERMAN 1976). Sur le frontal latéral un sillon contourne l'orbite entre celle-ci et la boucle du canal supraorbitaire (fig. 3b, soioc). Ce sillon est net surtout sur Tal 301. Il s'agit de la branche supraorbitaire du canal infraorbitaire que l'on connait chez *Dipnorhynchus sussmilchi* (ETHERIDGE) (THOMSON & CAMPBELL 1971), *Scaumenacia curta* WHITEHEAVES (STENSIÖ 1947), *Griphognathus whitei* MILES (1977), et *Stomiahykus thlaodus* BERNACZEK (1977). Ce canal est aussi présent chez les Acanthodiens et les Actinoptérygiens (STENSIO 1947) il a été nommé auparavant ligne épibranchiale par ALLIS (1934) puis ligne profonde par HOLMGREN (1942), STENSIÖ (1945, 1947) et JARVIK (1947). POPLIN (1973) rejette avec raison ces dénominations et propose celle de canal dorso-latéral antérieur. La présence de ce canal est désormais bien établie chez les Dipneustes puisqu'il est connu chez 4 genres dévoniens et un genre triasique. Ce caractère n'a aucune valeur phylétique puisqu'il s'agit d'un caractère archaïque présent dans plusieurs groupes se Vertébrés inférieurs gnathostomes.

La région rostrale est reconstituée arbitrairement en effet le rostrofrontal central est cassé près de son bord rostral et il est probable qu'il ne portait pas de trace de la commissure ethmoidienne mais rien ne permet d'en être certain.

J'ai nommé les os en essayant de leur donner le nom le plus court possible. Par exemple (quel que soit le processus qui ait provoqué ce résultat) il est clair que les pariétaux, traversés par la commissure supratemporale, occupent le territoire des os extrascapulaires. Ils devraient être nommés pariéto-extrascapulaires.

La taille d'*Arganodus atlantis*

L'exosquelette de l'holotype mesure environ 16 cm de long, il devait recouvrir entièrement l'endosquelette cartilagineux. Ce dernier largement visible mesure 13 cm de long sur un spécimen de *Neoceratodus* long de 90 cm et conservé à l'Institut de Paléontologie (Museum national d'Histoire naturelle, Paris). Si l'on admet (ce qui est excessif) que l'exosquelette crânien et la longueur s'accroissent en proportions l'holotype d'*Arganodus atlantis* aurait atteint 110 cm de longueur. Le même calcul éffectué par comparaison avec l'holotype de *Paraceratodus germaini* LEHMAN (LEHMAN et al. 1959) conduit au même résultat. Or il existe des frontaux latéraux plus grands que ceux de l'holotype qui n'excèdent pas 80 mm de longueur. Il est donc très probable que ce Cératodontidé atteignait 1,50 m de longueur totale.

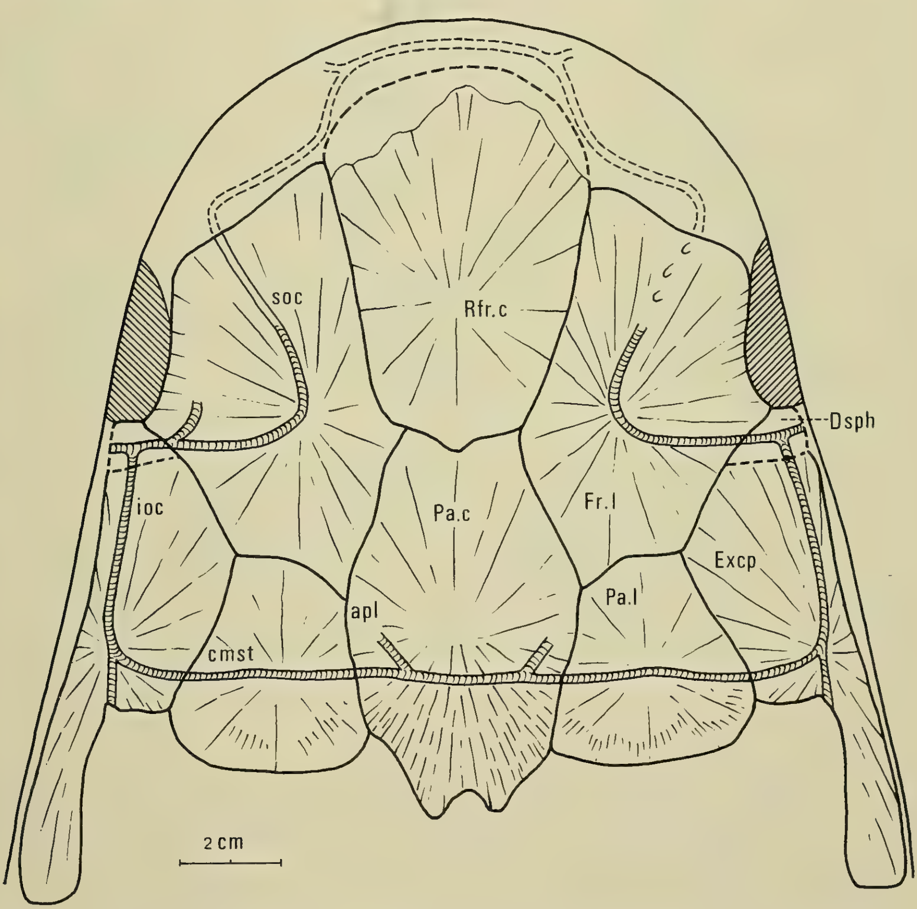


Fig. 2. *Arganodus atlantis* MARTIN. Reconstitution du toit crânien. Dsph: dermosphénotique; Excp: extrascapulaire; Fr. L: frontal latéral; Pa. C: pariétal central; Pa. L: pariétal latéral; Rfr. C: rostrofrontal central; apl: pit line antérieure; cmst: commissure supratemporale; ioc: canal infraorbitaire; soc: canal supraorbitaire; so ioc: branche supraorbitaire du canal infraorbitaire. — x 2/3.

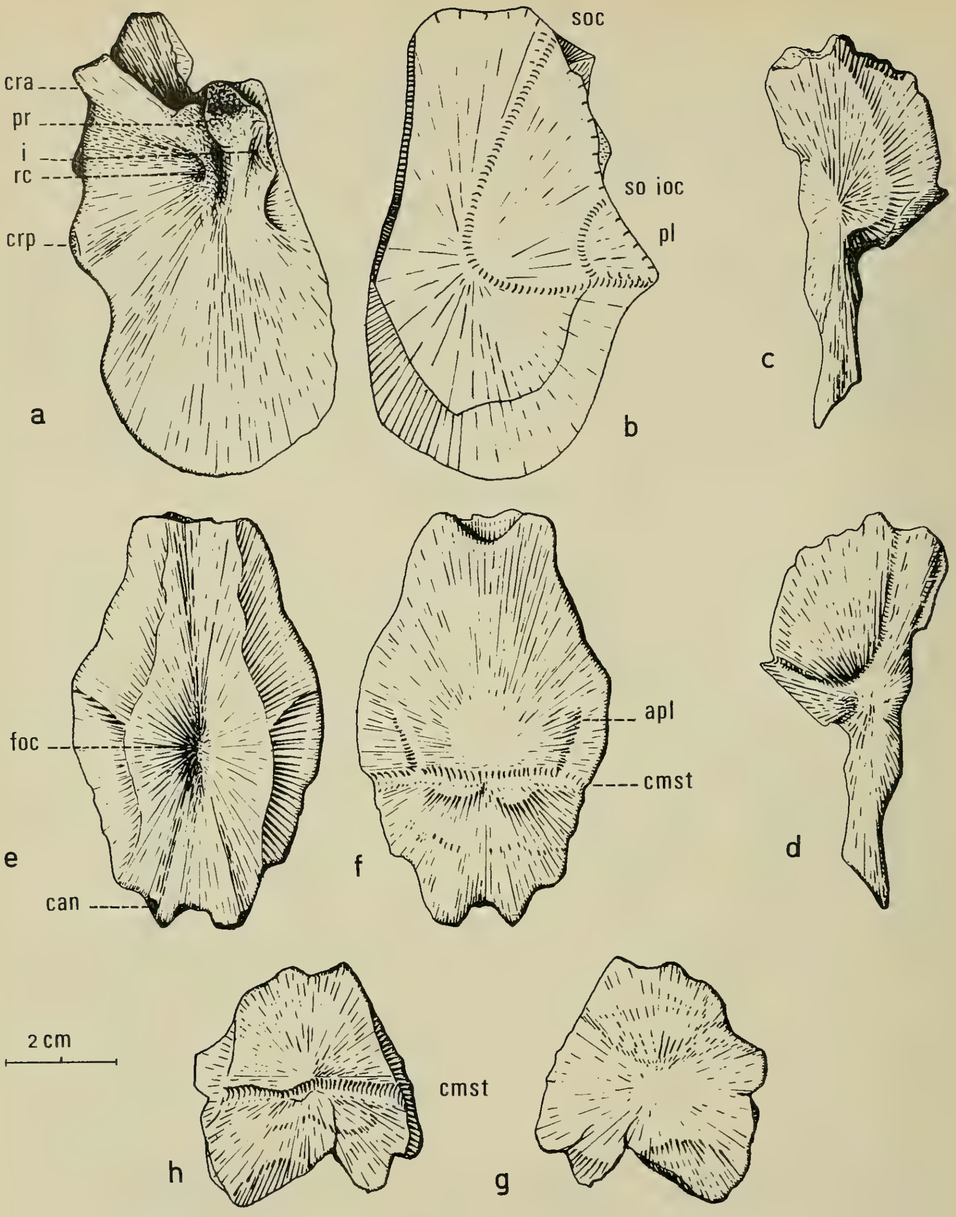


Fig. 3. *Arganodus atlantis* MARTIN.

a: face externe du frontal latéral Tal 301.

b: face interne (en partie reconstituée) du frontal latéral Tal 301. cra: crête antérieure; crp: crête postérieure; i: encoche pour le processus ptérygopalatin; pl: pointe latérale; pr: processus articulaire; rc: relief en croissant; so ioc: branche supraorbitaire du canal infraorbitaire; so: canal supraorbitaire.

c: face interne de l'extrascapulaire Tal 318.

d: face externe de l'extrascapulaire Tal 318.

e: face interne du pariétal central Tal 308.

f: face externe du pariétal central Tal 308.

g: face interne du pariétal latéral Tal 303c.

h: face externe du pariétal latéral Tal 303c.

can: cannelures postérieures; foc: fosse ovale centrale; apl: pitline antérieure; cmst: commissure supratemporale.

Comparaisons

Rhinodipterus secans GROSS

Cette espèce du dévonien supérieur des pays baltes possède un pariétal central dont la face interne ressemble de façon frappante à celle du même os chez *Arganodus:* la gouttière longitudinale, la fosse ovale centrale („zentrale Grube") et les cannelures postérieures sont présentes (GROSS 1956). La forme et les proportions de l'os sont semblables dans les deux genres. Par contre le pariétal central de *Rhinodipterus* GROSS ne représente que le ⅓ de la longueur du toit crânien. Même si l'on considère que *Rhinodipterus* est légèrement longirostre cet os avait moins d'importance que celui d'*Arganodus* qui représente la moitié de la longueur de l'exosquelette. Il semble qu'un pariétal central (os B) plus long que large et assez peu développé soit un caractère primitif chez les Dipneustes.

Sagenodus OWEN 1867

Ce genre du Carbonifère et du Permien d'Europe occidentale et d'Amérique du Nord est intéressant par les proportions de sa série centrale. D'après WATSON & GILL (1923) le pariétal central est à peine plus court que l'ensemble des os antérieurs. Chez *Arganodus* les deux os centraux sont aussi longs l'un que l'autre. La position de la pit line antérieure est la même (voir plus haut). En fait il n'existe sur le toit crânien de *Sagenodus* aucun caractère qui puisse l'exclure de l'ascendance d'*Arganodus*, que l'on envisage les plaques dermiques de ce dernier genre comme résultant de disparition invasion ou comme résultant de fusion fragmentation.

Paraceratodus germaini LEHMAN 1959

Ce Dipneuste représenté par plusieurs exemplaires de l'Eotrias malgache possède la mosaïque dermique la plus archaïque. Elle est composée de 3 os impairs centraux et de 5 os pairs latéraux disposés en deux séries. Il faut surtout remarquer les proportions de la série centrale. Le pariétal central ne représente que le ⅓ de la longueur de cette série au lieu de la moitié chez *Arganodus.* En revanche cet os est plus large que long et est muni d'angles saillants antéro-postérieurs chez *P. germaini* tandis que chez *A. atlantis* il est plus long que large. Cette différence de proportions semble interdire à *Arganodus* de dériver d'une forme comparable à *Paraceratodus.*

Dans les séries latérales il faut s'intéresser au territoire osseux occupé par les frontaux latéraux 1 et 2 et le grand dermosphénotique de *P. germaini.* Il correspond à celui où se trouvent, chez *Arganodus,* le frontal latéral unique et le petit dermosphénotique. Une fusion aussi bien qu'une disparition invasion ajoutée à la réduction osseuse pourrait expliquer une telle modification car il est vraisemblable que cette disposition a existé dans la lignée qui méne à *Arganodus.*

Paraceratodus sp.

Cette forme de l'Eotrias malgache, décrite par BELTAN (1968), pourrait être un *Paraceratodus* à cause du large pariétal central, mais cet élargissement est aussi connu chez *Gnathorhiza bothrotreta* BERMAN (1979) du Permien inférieur du nouveau Mexique, qui possède un toit crânien très comparable à celui de ce Dipneuste malgache. Chez ce dernier le territoire du frontal central est occupé par deux os et le territoire des frontaux latéraux et du dermosphénotique est occupé par un frontal latéral unique.

S'il s'agit d'une forme apparentée à *Paraceratodus* le frontal latéral unique pourrait résulter de la fusion des frontaux latéraux et du dermosphénotique en effet le centre de radiation de cette plaque unique est en position intermédiaire par rapport à ceux des os correspondants chez *P. germaini.* Toujours dans la même hypothèse les deux „frontaux centraux" seraient plutôt un os D fragmenté que les os C des Dipneustes paléozoïques. S'il s'agit de *Gnathorhiza* ces deux os sont évidemment des os C. Or THOMSON & CAMPBELL (1971) puis MILES (1977) ont fait plus ou moins partiellement reposer leurs phylogénies des Dipneustes sur la disparition des os C, ce toit crânien montre que ce caractère doit être utilisé avec prudence. De même ce toit crânien démontre combien l'identification des plaques dermiques peut être délicate, quelle que soit la terminologie, quand la mosaïque dermique est réduite.

Microceratodus angolensis TEIXEIRA 1954

Cette espèce provient du Trias inférieur de l'Angola. D'après LEHMAN (LEHMAN et al. 1959) les séries centrale et latérale intermédiaire comprennent 3 os chacune tandis qu'une série latérale ne comporte que le dermosphénotique. Ces os sont ornés de fins tubercules. La trace des sillons sensoriels est nette. Dans la série centrale le pariétal central est relativement long et étroit. Le frontal central est plus étroit encore (plus que chez *Sagenodus, Paraceratodus* et la région homologue chez *Arganodus*). Il est peu probable que cette étroitesse permette l'évolution d'une telle forme vers *A. atlantis.*

Asiatoceratodus sharovi VOROBJEVA 1967

Le toit crânien de ce Dipneuste du Trias inférieur sibérien est formé de deux séries de deux plaques. Dans la série centrale le »pariétal central« est relativement étroit postérieurement tandis que vers l'avant il est encore plus étroit que celui de *M. angolensis,* cet os représente plus de la moitié de la longueur du toit crânien. Les »frontaux latéraux« portent les sillons du canal supraorbitaire. Il existait peut être un os composant à l'arrière une série latérale mais VOROBJEVA qui possèdait 8 fragments de toit crânien ne l'a pas observé.

Arganodus ne peut pas dériver d'un tel Cératodontidé parce que

1. chez *A. sharovi* des os encore présents chez *A. atlantis* semblent avoir déjà disparu,
2. la compression de la série centrale est trop marquée chez *A. sharovi.*

Par contre ce caractère rapproche *M. angolensis* et *A. sharovi.* Ces deux espèces sont de plus représentées par des sujets de petites dimensions ce qui représente un caractère commun supplémentaire.

Tellerodus sturii (TELLER 1891)

Cet exemplaire fut découvert au siècle dernier dans le Trias supérieur autrichien. Le toit crânien comprend une série centrale et une série latérale, formées de deux plaques dermiques ornées de rides et de tubercules. Les canaux sensoriels entaillent l'os sous forme de sillons et les os sont unis par des sutures qui engrènent les plaques les unes dans les autres. Les os sont tous épais. L'os antérieur de la série centrale (os A de TELLER) est plus court que l'os postérieur (os B de TELLER) d'après LEHMAN 1975. Cette plaque longue et large constitue l'élément dominant du toit crânien. Son élargissement évoque le pariétal central de *Paraceratodus* (LEHMAN 1959 in LEHMAN et al. 1959) par contre elle est bien plus longue que cet os de *Paraceratodus* dont d'ailleurs l'élargissement n'a pas altéré l'individualité des pariétaux latéraux. Il faut remarquer dans les séries latérales l'absence de dermosphénotique libre et la courbure du canal supraorbitaire moins brusque que chez *Arganodus.*

Tellerodus partage avec *Arganodus*

1. des os épais,
2. la présence d'un seul frontal latéral (os C de TELLER),
3. un centre de radiation séparé de la commissure supratemporale et placé en avant de celle-ci sur l'os B de TELLER et le pariétal central.

Les os épais correspondent à un caractère archaïque, la présence d'un frontal latéral unique est fréquente au Trias (comme le montrent *A. sharovi, C. rectangulus* et *C. arganensis* MARTIN; ce caractère ne permet pas d'établir des liens phylétiques solides entre les Cératodontidés triasique. La signification de la séparation du centre de radiation du pariétal central et de la commissure supratemporale n'est pas claire. *Arganodus* diffère de *Tellerodus* par

1. l'absence d'ornementation,
2. l'absence de sutures engrenées,
3. la présence d'une courbure brutale du canal supraorbitaire
4. la présence d'un extrascapulaire et d'un dermosphénotique libres.

Il n'est pas improbable que *Tellerodus* et *Arganodus* aient un ancêtre commun relativement proche mais il n'y a aucune raison très solide de faire un tel rapprochement. Au contraire la seule tendance évolutive nette que l'on trouve sur le toit crânien de *Tellerodus* est absente sur l'exosquelette d'*Arganodus.* Il s'agit de l'élargissement du pariétal central qui semble être commun à *Tellerodus* et *Paraceratodus.*

Ceratodus rectangulus LINCK 1936

Fig. 5a

Ces os isolés du Keuper de Bade Wurttemberg ont été en majorité déterminés incorrectement par LINCK 1963). Deux os sont clairement des frontaux latéraux qui ressemblent à ceux d'*Arganodus* par l'épaisseur, la forme générale et la position du centre de radiation. Toutefois des reliefs distinguent ces os et ceux d'*Arganodus:*

1. des sillons convergent en direction du centre de radiation,
2. des bourrelets se terminent en pointes mésiales antérieures permettant l'engrenage des os,
3. sur l'un des os le parcours du canal supraorbitaire est décalé d'environ 35°, latéralement à l'avant et mésialement à l'arrière.

Deux autres plaques sont des os centraux impairs, l'un d'entre eux porte les traces d'une suture engrenée, l'autre est semble t'il un postrostral. Enfin un quatrième os, détruit lors de la préparation montre une face interne pourvu d'un relief en forme de sablier ce qui évoque un pariétal latéral comparable à celui d'*Arganodus,* du moins par la face interne.

Il faut bien retenir que ces plaques dermiques de *Ceratodus rectangulus* rappelent par certains aspects celles d'*Arganodus* mais qu'elles en diffèrent par des caractères non moins marqués

1. la présence de sutures engrenées,
2. la forme de l'os central antérieur,
3. la variation de trajet du canal supraorbitaire qui est inconnue chez *Arganodus* bien que 8 frontaux latéraux soient conservés,
4. le toit crânien de *C. rectangulus* était certainement plus primitif que celui d'*Arganodus.*

Il est vraisemblable que dans de nombreux genres et espèces des frontaux latéraux assez comparables à ceux d'*Arganodus* ont existé; quand ils sont isolés du reste de l'exosquelette ils paraissent assez voisins comme c'est le cas pour *C. rectangulus* et *A. atlantis,* par contre quand le toit crânien n'est pas dissocié ils semblent différents (*»Paraceratodus«* sp., *Asiatoceratodus* et *Tellerodus*). Aucun argument solide ne permet de rapprocher *C. rectangulus* et *A. atlantis.*

Ceratodus formosus WADE 1935

WADE a brièvement décrit cette forme du Trias (?) moyen d'Australie sans reconstitution du toit crânien figuré sans description par WHITE (1965). Ce fossile possèderait un toit crânien assez primitif par la complexité de sa mosaïque. La série centrale comprendrait 3 plaques dont un »pariétal central« très comparable en forme et en dimensions à celui de *Tellerodus;* postérieurement la série latérale serait représentée par un seul os comme chez *Tellerodus.* Par contre antérieurement deux frontaux latéraux seraient présents. Des os circumorbitaires seraient aussi présents. Même si *C. formosus* comporte plus d'os libres sur son toit crânien, l'absence de pariétal latéral indépendant et les proportions du »pariétal central« excluent une possible évolution vers *A. atlantis* à partir d'un tel Cératodontidé. Par contre *C. formosus* apparait, ainsi reconstitué, très voisin de *Tellerodus sturii* et il convient peut être de le rapporter à ce genre.

Neoceratodus forsteri (KREFFT 1870)

La série médiane de *N. forsteri* est composée de deux os. Il existe des indications permettant de penser que le plus antérieur est obtenu par fusion du postrostral et du frontal central (KISSELAWA 1929; HOLMGREN 1949). La plaque postérieure correspond à un pariétal central bien développé. Les proportions entre les os n'ont guère de valeur à cause de l'importante régression osseuse qui a affecté la région rostrale depuis le Trias. La série latérale intermédiaire se compose d'un énorme frontopariétal latéral et d'un minuscule extrascapulaire médian tandis que la série latérale comprend le dermosphénotique, le dermoptérotique et un petit extrascapulaire latéral. La description est fondée sur HOLMGREN & STENSIO (1936). La courbure brutale du canal supraorbitaire évoque celle qui est observée chez *A. atlantis.* Par contre la régression osseuse rostrale a fait disparaitre la majeure partie du frontal latéral qui est la plaque la plus développée chez *A. atlantis.* De plus il existe chez *Neoceratodus* des os indépendants qui ont déjà disparu chez *A. atlantis.* Il s'agit du dermoptérotique et de l'extrascapulaire médian. Il semble que ce soit suffisant pour exclure une éventuelle descendance de *Neoceratodus* à partir d'*Arganodus.*

Arganodus ne semble pas lié phylétiquement de façon directe aux Dipneustes triasiques dont le toit crânien est connu. *Asiatoceratodus* et *Microceratodus,* qui lui sont antérieurs, possèdent une série centrale comprimée dans la région frontale qui les écarte de l'ascendance d'*Arganodus.* Ce caractère par contre rapproche les deux Cératodontidés précédents. *Paraceratodus* géologiquement plus ancien ne peut pas fournir un ancêtre plausible à *Arganodus* à cause de l'élargissement de son pariétal central.

Tellerodus qui est à peu près contemporain d'*Arganodus* possède une mosaïque dermique réduite par rapport à celle d'*Arganodus,* son pariétal élargi l'écarte aussi d'*Arganodus. »Ceratodus« formosus* s'il peut fournir un ancêtre plausible à un des Cératodontidés qui lui sont postérieurs doit être rapproché de *Tellerodus* à cause de la partie postérieure de leur toit crânien et être rapporté à ce genre. Les restes de *»Ceratodus"* *rectangulus* sont un peu trop fragmentaires pour permettre une comparaison solide avec ces Cératodontidés.

Neoceratodus possède plus d'os dermiques que la plupart des Cératodontidés triasiques il ne peut donc probablement pas dériver de telles formes. *Paraceratodus* dont l'exosquelette et aussi primitif s'écarte de *Neoceratodus* par l'élargissement de son pariétal central.

Il est possible de regrouper les Dipneustes triasiques en trois ensembles:

1. *Microceratodus* et *Asiatoceratodus* qui possèdent une série centrale comprimée;
2. *Paraceratodus* et *Tellerodus* dont le pariétal central est élargi;
3. *Arganodus* qui ne possède aucune de ces spécialisations.

Neoceratodus a probablement évolué à partir d'une forme assez comparable à *Arganodus* mais pourvue d'os extrascapulaires indépendants.

2.2. La mâchoire inférieure

La nature exacte des os dermiques de la mandibule des Dipneustes a été fréquemment discutée. Jarvik (1967), Schultze (1969) et Miles (1977) sont les derniers auteurs qui ont abordé ce sujet. La mandibule d'*Arganodus* n'apporte pas de données nouvelles permettant la solution de ce problème. Comme la mandibule d'*Arganodus* ressemble beaucoup à celle de *Neoceratodus* décrite en détail par Jarvik (1967) j'utilise la même terminologie que cet auteur, sans admettre pour autant qu'elle soit valide.

La mâchoire inférieure est constituée par le cartilage de Meckel entouré par l'exosquelette qui est réduit chez *Arganodus* à deux éléments, l'un mésial est considéré ici comme le splénial et l'autre, latéral, est considéré comme le préangulaire. Le cartilage de Meckel s'étendait depuis la région symphysaire jusqu'au palatocarré sur lequel il permettait l'articulation mandibulaire.

Le préangulaire

Pl. 1d, e; fig. 4a—d

Il forme une lame fine courbée antérieurement vers le haut sur un tiers de sa longueur et qui s'élève ensuite. Cet os est presque 4 fois moins haut que long (environ 7 cm sur 2 cm) La description est fondée sur le préangulaire Tal 303 h.

La face externe (fig. 4d) est divisée en deux parties: l'une ventrale, sous-jacente au cartilage de Meckel est horizontale quand la mandibule est en position anatomique, la seconde région osseuse est latérale et perpendiculaire à la précédente. La partie latérale de l'os se termine en spatule postérieure. La région sous-jacente à la plaque dentaire s'élève en un processus ascendens (fig. 4b, prasp) situé aux $\frac{2}{3}$ postérieurs de l'os. Ce processus enveloppe et précède le processus préglénoidien de l'endosquelette (fig. 4b, prpgl). La spatule correspond à la région articulaire. Un sillon déprime l'os en arrière et au dessous du processus ascendens. La région ventrale est creusée vers son $\frac{1}{3}$ antérieur par une cavité au delà de laquelle l'os s'élargit. Les bords de l'os sont minces. La partie ventrale est creusée antérieurement par un sillon peu accusé. Tout à fait à l'avant cette trace doit correspondre à la suture avec l'os médian de la face inférieure de la mandibule (os MDCMI de Jarvik). Postérieurement ce sillon doit correspondre au canal mandibulaire.

La face interne (fig. 4b et c) est creusée par une cavité vers son $\frac{1}{3}$ antérieur. Une ride qui lui est postérieure limite un canal vertical (fcR). Le processus ascendens brisé permet d'observer, accroché à la face interne, un processus horizontal, le processus ascendens interne (pras in) dont les bords donnent naissance à deux lamelles, l'une postérieure et inférieure (me VII) et l'autre supérieure et antérieure (md V) d'autres rides dont le rôle est inconnu sont présentes.

Comparaison avec *Sagenodus* et *Neoceratodus.* — D'après les descriptions de Watson & Gill (1923) chez *Sagenodus* l'os est plus massif et moins courbé antérieurement, le processus ascendens est situé vers le $\frac{1}{4}$ postérieur de l'os dont l'extrémité est pointue au lieu d'être spatulée. Postérieurement le préangulaire de *Neoceratodus* (d'après Jarvik 1967 et des observations personnelles) évoque en

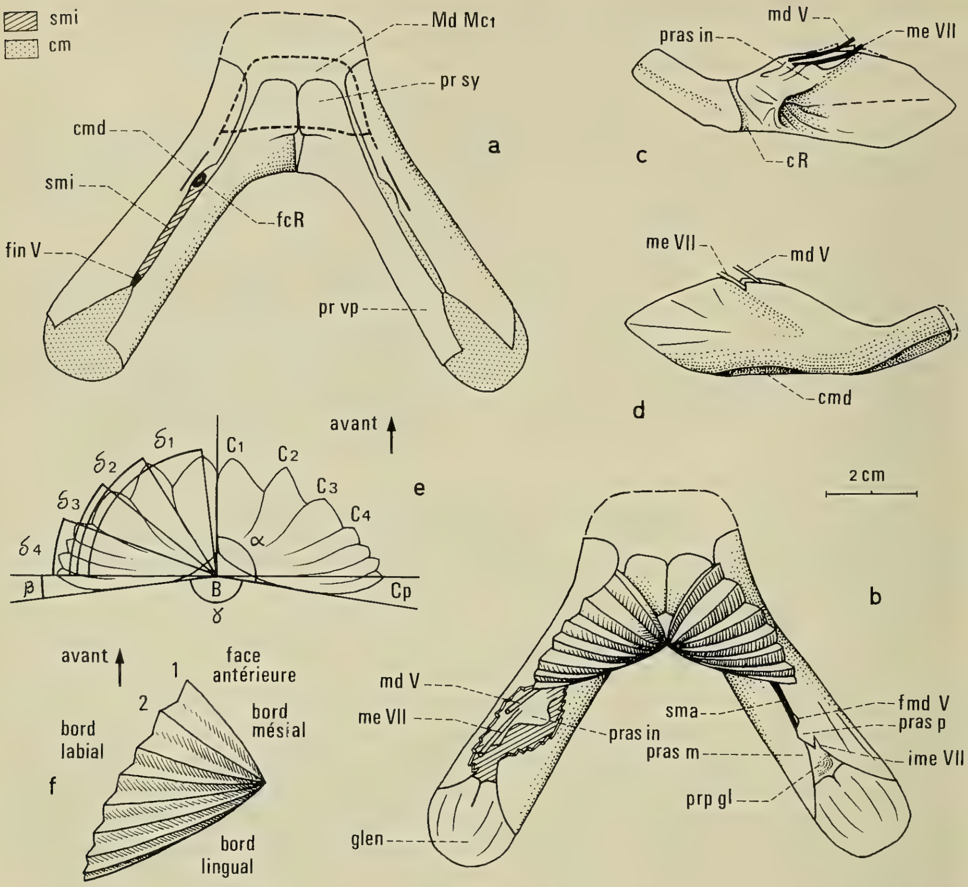

smi
cm
Md Mc1
pr sy
cmd
smi
fcR
fin V
pr vp
a
md V
pras in
me VII
cR
c
me VII
md V
cmd
d
avant
δ1
δ2
δ3
δ4
C1
C2
C3
C4
α
β
B
γ
Cp
e
2 cm
b
avant
1
2
face antérieure
bord labial
bord mésial
bord lingual
f
md V
me VII
pras in
sma
pras m
prp gl
fmd V
pras p
ime VII
glen

Fig. 4. *Arganodus atlantis* Martin.
- a: reconstitution de la face ventrale de la mandibule. cm: cartilage de Meckel; cmd: canal mandibulaire; fcR: foramen du canal de Ruge; finV: foramen du ramus intermandibularis du nerf V; MdMcI: os médian de Jarvik; pr sy: processus symphysaire; prvp: processus ventral postérieur; smi: sillon d'insertion des muscles intermandibulaire.
- b: reconstitution de la mandibule (face dorsale).
- c: le préangulaire Tal 303h (face interne).
- d: le préangulaire Tal 303h (face externe). cmd: canal mandibulaire; cR: canal de Ruge; fmd V: foramen du ramus mandibularis du nerf V; glen: fosse glénoïde; ime VII: incisure du me VII; md V: ramus mandibularis du nerf V; me VII: ramus mentalis externus du nerf VII; pras in: processus ascendens interne; pras m: processus ascendens mésial; pras p: processus ascendens postérieur; prp gl: processus preglénoidien.
- e: angles et longueurs nécéssaires pour définir les indices de Vorobjeva & Minikh.
- f: orientation des plaques dentaires et terminologie. Toutes ces figures sont multiplées par 2/3.

forme et en proportions celui de *Sagenodus* malgré une forte réduction de l'ossification. Les plaques dentaires qui sont assez semblables dans les deux genres expliquent ces similitudes.

Le splénial

Pl. 1d, e; fig. 4a, b

Cet os porte la plaque dentaire inférieure qui sera étudiée plus loin. La description est fondée sur les pièces Tal 303f (qui s'articule avec Tal 303h) et Tal 315 (pour la partie articulaire). Cet os se présente comme une lame 5 fois plus longue que haute (8 mm sur 1,5 mm) si l'on ne tient pas compte de la plaque dentaire.

Sur la face interne (pl. 1g et f, fig. 4a et b) une courte lamelle épaisse s'étale mésialement dans la région symphysaire et vient s'articuler avec sa symétrique sur l'axe de symétrie. La plaque dentaire surplombe le corps de l'os. Le splénial est convexe mésialement. Derrière la plaque, s'élève le processus ascendens mésial (pras m) assez bas qui se dirige vers le processus ascendens du préangulaire. Ils s'affrontent tous deux sur la ligne médiane de l'hémimandibule et enveloppaient l'avant du processus préglénoidien de l'endosquelette. Sur Tal 315 l'os s'allonge de 3 cm en arrière du processus ascendens mésial. Les bords de l'os sont minces, sauf dans la région symphysaire, la partie centrale est épaisse de 2 mm environ.

La face interne (pl. 1f; fig. 4a) qui était accolée à l'endosquelette est concave. Une ride court depuis l'arrière du bord inférieur de l'os où elle détermine une légère élévation, le processus postérieur ventral (prvp), jusqu'à l'arrière de la plaque dentaire.

Comparaison avec *Neoceratodus.* — D'après JARVIK (1967) l'os est en tous points semblable à celui de *Neoceratodus* à part la région postérieure à la plaque dentaire qui est plus courte chez *Neoceratodus.*

Comparaison avec *Neoceratodus*

Les proportions ne sont pas exactement les mêmes, mais la description de JARVIK (1967) met en évidence les mêmes structures que chez *Arganodus.* Il s'agit des dispositions suivantes dont la fonction est similaire:

Le sillon qui déprime le préangulaire sous le processus ascendens correspond à l'entrée du nerf facial (fig. 4b, ime VII) entre l'exosquelette et l'endosquelette, le ramus mentalis externus du nerf VII était logé dans un canal dont la base correspond à la lamelle postéro-inférieure du préangulaire (fig. 4b, me VII). La lamelle antéro-supérieure représente le vestige du canal du ramus mandibularis du trijumeau (fig. 4b md V). Le canal vertical qui creuse le préangulaire verticalement vers son ⅓ antérieur a été interprété chez *Neoceratodus* comme un canal lymphatique par RUGE (1896) mais BERTMAR (1965) n'a pas observé de trace de ce système dans la tête de *Neoceratodus,* la signification de ce canal (fig. 4c, cR; fig. 4a, fcR) reste douteuse. Le processus ventral postérieur (fig. 4a prvp) du splénial est situé chez *Neoceratodus* légèrement en arrière du foramen d'entrée du ramus intermandibularis du trijumeau. Cette structure doit indiquer de la même façon ce foramen chez *Arganodus.* La ride interne du splénial limite t'elle le trajet de ce nerf ou sert elle à bloquer l'exosquelette sur le cartilage de Meckel? Il est impossible de répondre.

WATSON & GILL (1923) ont figuré ces structures chez *Sagenodus* et *Ctenodus* AGASSIZ mais ils ne les ont pas interprètées. Chez *Ceratodus concinnus* PLIENINGER et chez *Ceratodus madagascariensis* PRIEM le canal signalé par RUGE a laissé son empreinte en même position que chez *Neoceratodus* et *Arganodus* mais sur le splénial.

Les muscles devaient s'insérer sur la mandibule d'*Arganodus* de la même façon que chez *Neoceratodus.* Dorsalement les muscles adducteurs de la mandibule envoyaient un tendon s'insérer sur l'endosquelette (fig. 4a cm) accessible, depuis le processus préglénoidien jusqu'à la plaque dentaire, dans le sillon délimité par les deux os exosquelettiques (fig. 4b sma). Sur le processus préglénoidien lui-même venaient s'insérer les autres tendons des muscles adducteurs de la mandibule. Les muscles intermandibulaires s'inséraient sur l'endosquelette apparent ventralement dans le sillon séparant les deux éléments exosquelettiques (fig. 4a smi). La disposition devait être la même chez *Ctenodus* et *Sagenodus*. Les insertions sont plus éloignées de l'articulation chez *Arganodus* que chez ces deux genres paléozoïques et chez *Neoceratodus*. Pour obtenir la même puissance masticatrice l'effort musculaire était plus réduit chez le genre triasique. Les muscles adducteurs étaient peut être moins développés.

2.3. Les autres restes osseux

Le parasphénoide

Pl. 1b, c

Le parasphénoide subcomplet Tal 304e, comme c'est le cas général chez les Cératodontidés, se compose d'une quille postérieure, longue de 5 ou 6 cm, large de 2 cm et épaisse de 2 mm, antérieurement se trouve une plaque losangique cassée à l'avant qui atteignait 8 ou 9 cm de long pour une largeur maximum de 5 cm. La face dorsale du losange porte une crête médiane qui se dédouble à la naissance de la quille où elle délimite une dépression centrale. Sur la face ventrale deux dépressions ovales sont situées à l'avant des lamelles qui bordent la région antérieure de la quille. Le centre de radiation se trouve à l'emplacement du dédoublement de la crête dorsale, sur les deux faces des stries parallèles aux deux côtés postérieurs du losange et sur la quilles des stries longitudinales convergent vers ce point.

Comparaison avec *Tellerodus*. — La longueur totale est à peu près la même mais le losange est plus large chez *Tellerodus* où il atteint 8 cm de largeur, de plus il porte sur sa face ventrale une dépression antérieure centrale.

Comparaison avec *Sagenodus* et *Ctenodus*. — D'après les descriptions de Watson & Gill (1923) il existe dans les deux genres une crête ventrale et une crête dorsale suivie, chez *Ctenodus*, d'une dépression centrale de la quille. Cette analogie a permis d'orienter le parasphénoide d'*Arganodus*.

Les os circumorbitaires

La description est fondée sur Tal 311. Cet os a la forme d'un trapèze dont la grande base est deux fois plus longue que la hauteur, l'épaisseur ne dépasse pas 4 mm. Sur la face externe court le canal infraorbitaire, au bord de la grande base. L'os s'épaissit sous le canal. Ces os sont de forme comparable à ceux de *Sagenodus* et de *Ctenodus*.

Le cératohyal

Il s'agit de Tal 304h qui se présente comme un cylindre de 3 cm de long pour un diamètre de 5 mm. Ce cylindre est dilaté à ses extrémités et légèrement comprimé latéralement. Chez les Dipneustes dévoniens il est parfois plus robuste (Miles 1977) ou plus dilaté postérieurement (Lehman 1959); c'est aussi le cas parfois chez *Neoceratodus* (Gunther 1871; Holmgren & Stensiö 1936) chez qui il peut aussi être parfaitement identique à celui d'*Arganodus*. Le cératohyal de *Ceratodus concinnus* est semblable à celui d'*Arganodus*.

Le cleithrum

Cette plaque (Tal 323) est très fragmentaire. Elle est mince et porte des crêtes sur sa face externe et une crête antérieure unique sur sa face interne. La position de ces crêtes est assez comparable à celles du cleitrum de *Sagenodus* (d'après WATSON & GILL 1923).

Les ossifications sclérotiques

Elles appartiennent à deux types différents qui devaient s'imbriquer pour former une double couronne protectrice autour du globe oculaire.

Le squelette axial

Il est représenté par des fragments d'arcs neuraux et hémaux et par une nageoire caudale diphycerque dont les pièces osseuses distales supportent chacune 4 ou 5 rayons bifurqués distalement et serrés les uns contre les autres.

Des côtes isolées sont conservées sous forme de tubes osseux bourrés de sédiment. Ces côtes et les restes de squelette axial pourraient appartenir à *Ceratodus arganensis* ou aux Coelacanthiformes présents dans le gisement mais leurs dimensions et le grand nombre de pièces appartenant à *Arganodus* montrent qu'il s'agit plutôt là de restes de ce Dipneuste.

2.4. Les plaques dentaires

Introduction

11 plaques dentaires d'*Arganodus atlantis* sont conservées. Elles demeurent soudées à l'os; leur attribution à la mâchoire supérieure ou inférieure est donc certaine.

Orientation des plaques dentaires et terminologie

Ces plaques se présentent, en vue occlusale, comme des triangles rectangles dont le petit côté de l'angle droit est d'un tiers plus court que le grand côté. Le sommet de l'angle droit se trouvait du vivant du Dipneuste sur l'axe de symétrie ou près de cet axe. Le petit côté de l'angle droit ou bord mésial se dirigeait vers l'avant et plus ou moins latéralement, le grand côté de l'angle droit ou bord lingual se dirigeait vers l'arrière et latéralement. Le troisième côté de la plaque est le bord labial (fig. 4e). Les crêtes les plus antérieures sont les premières crêtes, celles qui bordent le bord lingual sont les dernières crêtes.

Méthode d'étude des plaques dentaires

VOROBJEVA & MINIKH (1968) ont appliqué cette méthode statistique et biométrique à l'étude d'une centaine de plaques isolées qui furent séparées ainsi en 3 nouvelles espèces de *Ceratodus.* Il faut mesurer sur les plaques un certain nombre d'angles et de longueurs. A l'aide des mesures de longueur il est possible d'obtenir des indices.

Les angles (fig. 4e)

L'angle interne (ABC; α) mesure le secteur compris entre le bord mésial et le bord lingual. L'angle interne des 1e, 2e, 3e et 4e crêtes ($\delta 1$, $\delta 2$, $\delta 3$, $\delta 4$) est déterminé par la ligne de crête considérée et la ligne de crête la plus linguale, quand la crête est rectiligne, sinon la mesure s'éffectue depuis les extrémités labiales des crêtes.

L'angle de déviation de la dernière crête par rapport au bord lingual (β) mesure l'écartement entre la dernière crête et le bord lingual.

L'angle de divergence des plaques (γ) reflète l'ouverture de l'arc dentaire.

	Longueur des crêtes				Angles					Indices						
	BC1	BC2	BC3	BCp	α	$\delta 1$	$\delta 2$	$\delta 3$	$\delta 4$	BC2 BC1	BC1 BCp	C1Cp BCp	C1C2 BC1	C1C2 C1Cp	C1C2 BCp	C2C3 C2Cp
Arganodus atlantis																
Tal 303g	20	21	23	28	87°	80°	62°	43°	30°	104	71	114	43	25	28	31
Tal 303f	23	22	26	32	85°	72°	66°	40°	30°	95	71	109	42	28	28	28
Tal 315	26	26	27	35	95°	80°	60°	40°	33°	100	74	115	43	22	28	24
Tal 316	24	—	29	35	90°	72°	60°	35°	29°	—	68	95	—	—	—	—
Tal 304f	20	21	23	27	90°	89°	66°	43°	35°	105	73	106	39	28	29	34
Tal 304g	20	21	23	28	85°	80°	63°	43°	28°	105	71	106	40	27	26	24
Tal 333a	22	23	28	33	97°	82°	63°	45°	35°	104	66	109	49	26	30	24
Tal 317	23	24	26	36	95°	90°	68°	47°	33°	104	63	114	45	23	27	27
Alm 340	10	10	11	17	95°	90°	67°	43°	30°	100	58	110	40	20	23	25
C. multicristatus																
maximum	—	—	—	—	98°	—	69°	52°	36°	95	85	107	44	—	—	32
minimum	—	—	—	—	90°	—	57°	45°	31°	76	60	90	41	—	—	28

Tab. 1. Biométrie selon VOROBJEVA & MINIKH (1968)

Les indices (fig. 4e)

Il s'agit

1. des indices de longueur des crêtes BC1/BCp et BC2/BCp,
2. de l'indice de longueur de la première crête BC2/BC1,
3. des indices de largeur des vallées C1C2/C1Cp et C2C3/C2Cp,
4. des indices de longueur du bord labial C1Cp/BCp l'indice principal et l'indice auxiliaire C2Cp/BCp.

Vorobjeva & Minikh ont défini de nombreux autres indices mais les mesures qui permettent de les obtenir sont difficiles et imprécises. Pour Vorobjeva & Minikh seuls quelques indices se recouvraient mais ils étaient calculés pour uniquement 3 espèces, leur calcul pour une grande partie des plaques dentaires triasiques européennes et des plaques dentaires africaines du Crétacé montre que ce recouvrement est bien plus important que ne le pensaient les auteurs soviétiques. Ces calculs semblent toutefois être féconds car ils donnent des renseignements utiles pour l'anatomie, la phylogénie et l'anatomie fonctionnelle.

Les auteurs ont publié originalement les mesures d'angles en grades; dans la traduction américaine de leur article les mesures d'angles sont données en degrés mais les conversions n'ont pas été faites. Parmi les angles j'ai constaté que trois étaient particulièrement stables chez *A. atlantis;* cette stabilité a été en grande partie confirmée par des mesures effectuées sur les plaques dentaires d'autres espèces (étude en cours). Ces angles stables sont les angles internes de la 2e et de la 3e crête sur les plaques supérieures et l'angle interne de la 2e crête sur les plaques dentaires inférieures. Dans certains cas il semble que ces angles pourraient donner des indications systématiques et phylétiques.

Les plaques dentaires inférieures

Pl. 1f

Quatre plaques dentaires sont conservées. La description (principalement en vue occlusale) est fondée sur la plaque gauche de l'holotype Tal 303g. L'angle interne dont le sommet est marqué vaut en moyenne 88° (ici 87°). La plaque porte 7 crêtes tranchantes dont la première vaut les $\frac{2}{3}$ de la longueur du bord lingual (2,3 cm sur 3,3 cm). Les 5 premières crêtes rayonnent depuis le sommet de l'angle interne. Les crêtes sont à peu près rectilignes. La première est convexe antérieurement, les suivantes, moins courbées, sont convexes postérieurement. La 6e crête se détache de la 5e à 5 mm du sommet de l'angle interne et elle donne naissance à la 7e à 10 mm de ce sommet. Les crêtes postérieures sont plus longues que les premières crêtes et les deux premières vallées sont d'égale largeur. Sur le bord labial leur profondeur est importante. L'usure a déterminé une zone d'aspect poreux de forme semblable au contour général de la plaque. Cet aspect est causé par l'ouverture des canaux de la dentine. L'usure donne aux crêtes l'aspect d'un S allongé. Dans la région de la plaque où l'usure n'a pas encore agi le tissu émailleux subsiste. La ligne de crête demeurée vierge porte une crénelure de denticules. La partie la plus labiale des crêtes et des vallées est dépourvue de couverture d'émail; cette région était enfoncée dans les parties molles. Sur le bord lingual de la plaque une vallée isole à 1,5 cm du sommet une série de denticules qui n'étaient pas fonctionnels à cause de leur position.

La variation individuelle se manifeste par une différence de dimensions à laquelle s'ajoute une usure plus ou moins forte, mais dans l'ensembles ces plaques sont peu usées. Par contre la variation individuelle que l'on observe sur les différents angles et indices peut être importante. L'angle $\delta 1$ est assez variable mais cependant moins que $\delta 3$ dont l'intervalle de variation représente le $\frac{1}{4}$ de la valeur inférieure tandis que celui de $\delta 4$ représente le $\frac{1}{5}$ de cette valeur minimum. Il faut noter la dissymétrie qui affecte les plaques dentaires inférieures de l'holotype et qui se manifeste par la différence de valeur de α.

Les plaques dentaires supérieures
Pl. 1h

La description est fondée sur la plaque Tal 317, il s'agit d'une plaque gauche. Les plaques dentaires sont en contact par la partie la plus mésiale de leur bord mésial qui est nettement érodée. Les plaques Tal 304 et Tal 333 s'articulent parfaitement à l'aide de cette surface de contact. Pour le reste ces plaques diffèrent assez peu des plaques dentaires inférieures. L'angle interne est un plus grand en moyenne comme l'angle $\delta 1$. La sixième crête émerge du sommet de l'angle interne et cette plaque porte 8 crêtes bien développées. Sur le bord lingual il existe un alignement de denticules comme sur Tal 303g.

La variation individuelle s'exprime assez bien à l'aide du tableau 1. Les plaques Tal 304 et Alm 340 sont plus petites que les autres et l'angle interne de la première crête possède un intervalle de variation assez important.

Les plaques palatines sont caractérisées par le processus ascendens ptérygopalatin qui permet leur fixation sur le toit crânien. Il a la forme d'une spatule assez allongée (20 mm sur 7 mm), élargie à l'extrémité articulaire, plate (épaisseur 2 mm) qui s'élève entre la 2e et la 3e crête et plus près de la 3e. Epais à la base il se dirige vers l'arrière. Cette position du processus est assez générale (STROMER & PEYER 1917, PEYER 1924, TABASTE 1963 et observations personnelles sur *C. madagascariensis, C. kaupi* AGASSIZ et *C. concinnus*). Chez *Gnathorhiza* il est court et postérieur (BERMAN 1976).

Distinction entre plaques dentaires inférieures et supérieures

Les caractères cités ci-dessous sont valables pour toutes les plaques dentaires du Trias européen, pour les plaques du Crétacé africain (sauf *C. protopteroides* TABASTE), pour celles de *C. madagascariensis* et celles de *Neoceratodus.* En vue occlusale le flanc mésial de la première crête est apparent sur les plaques inférieures, où il forme un renflement convexe antérieur. Au contraire sur les plaques supérieures seule la ligne de crête est apparente. En conséquence de cette disposition le plan tangent à la face occlusale fait de profil un angle aigu avec le flanc mésial de la première crête d'une plaque supérieure et un angle obtus avec celui d'une plaque inférieure. Sur une plaque supérieure les profils lingual et labial s'abaissent vers l'arrière alors qu'ils sont concaves ou rectilignes sur une plaque spléniale. Ceci est visible sur toutes les plaques détachées de leur socle osseux. Parfois sur une plaque trop usée ou un fragment la distinction est impossible. Il faut remarquer que le renflement de la première crête inférieure à été, à plusieurs reprise et même récemment, considéré comme un caractère spécifique. Lorsque le ptérygoïde et le splénial demeurent attachés aux plaques dentaires la distinction est évidente: le splénial fixé sur le bord mésial et le bord lingual se distingue aisément du ptérygoïde qui s'attache sur le bord lingual uniquement, de plus le processus ascendens ptérygopalatin laisse, même sur une plaque roulée, une trace facilement déterminable.

Occlusion et disposition des plaques palatines

Les plaques dentaires spléniales sont séparées par l'espace dû à la présence des processus symphysaires du splénial. Les plaques dentaires supérieures sont en contact par une partie de leur première crête. Les premières crêtes supérieures symétriques viennent donc se loger entre les plaques dentaires inférieures et les premières crêtes inférieures s'encastrent dans les premières vallées supérieures et ainsi de suite. L'angle de divergence des plaques (γ) peut être mesuré directement lorsque les deux plaques symétriques sont conservées ou indirectement sur une plaque isolée (fig. 4e).

Formation des plaques dentaires

Pour SEMON (1904) l'apparition de crêtes supplémentaires chez les Cératodontidés déjà adultes était possible, par contre PEYER (1917) repoussait cette hypothèse. KEMP (1977) a montré que chez *Neoceratodus* la 5e et la 6e crête ne se développent que chez des sujets mesurant au moins 10 cm de long tandis que la 7e crête n'apparait que chez des individus subadultes atteignant une longueur minimum de 40 cm. Au cours de l'ontogénie la plaque dentaire de *Neoceratodus* change de forme: les crêtes, qui étaient rayonnantes chez les jeunes, deviennent presque parallèles (KEMP 1977). Chez *C. tiguidiensis,* TABASTE (1963) avait interprèté des alignements de tubercules linguaux comme des crêtes en voie de formation. Les mêmes alignements présents chez *A. atlantis* sont aussi des embryons de crêtes en voie de développement. Par contre dans ces deux espèces, au contraire de chez *Neoceratodus,* l'apparition de crêtes supplémentaires chez des sujets adultes ne s'accompagne pas d'un changement de morphologie; en particulier l'angle entre la première et la dernière crête supérieure qui se réduit chez *Neoceratodus* de 109° à 49° reste toujours voisin de 85° chez *C. tiguidiensis* pour des plaques dentaires dont BCp varie de 7 mm à 25 mm; chez *A. atlantis* cet angle vaut 90° sur la plus petite plaque (BCp = 17 mm) et aussi sur la plus grande (BCp = 36 mm).

Comparaisons

Sagenodus

Comme chez la majorité des Dipneustes paléozoïques la première crête est la plus longue de toutes. L'angle interne est marqué et 6 ou 7 crêtes rayonnent vers le sommet de cet angle qui vaut environ 120°. La première vallée est aussi large que la seconde sur les plaques palatines et plus large qu'elle sur les plaques spléniales. A part l'angle interne qui est trop grand. Un tel état correspond assez bien aux plaques dentaires des formes ancestrales d'*Arganodus.*

Les plaques dentaires des espèces triasiques dont le toit crânien est conservé sont ou totalement différentes de celles d'*A. atlantis* par leur nombre réduit de crêtes et leur forme [„*A. sharovi* (VOROBJEVA 1967), *T. sturii* (TELLER 1891), *C. rectangulus* (LINCK 1936) et *P. germaini*] ou mal conservées [*M. angolensis* (LEHMAN et al. 1959) et *Tellerodus formosus* (WADE 1935)] cependant dans ce dernier cas le peu que l'on en connaisse indique un nombre de crêtes inférieur ou égal à 5.

C. multicristatus VOROBJEVA 1968

Cette espèce provient du Trias inférieur de Sibérie (VOROBJEVA & MINIKH 1968). Ses plaques dentaires ressemblent à celles d'*A. atlantis* par la forme générale et la présence de 7 crêtes, ce qui est exceptionnel au Trias. L'angle interne à peu près droit est bien marqué, les crêtes sont tranchantes, les premières rayonnent depuis le sommet de l'angle interne et la largeur des deux premières vallées est égale. Les plaques dentaires supérieures ne sont pas en contact et il subsiste un caractère primitif sur les plaques spléniales: la première crête est plus longue que les suivantes. La biométrie distingue assez bien *A. atlantis* et *C. multicristatus.* Cependant des indices et quelques mesures d'angles se recoupent ($\delta 2$ supérieur).

La plaque dentaire à 7 crêtes en provenance du Trias inférieur de l'île d'Heligoland (KRUMBEIN & WILCZESKI 1973) est voisine de celles d'*A. atlantis* et de celles de *C. multicristatus.* Comme elle provient des mêmes niveaux stratigraphiques que *C. multicristatus* il faut plutôt la rapporter à cette dernière espèce.

C. dorotheae CASE 1921

Cette plaque dentaire provient du Trias supérieur du Texas. Elle rappelle *A. atlantis* par ses crêtes tranchantes et son angle interne à peu près droit, pourvu d'un sommet net. Les proportions de la plaques sont les mêmes. CASE signale 6 crêtes mais la figure en fait apparaitre 7. Si c'est réellement le cas cette plaque est très proche de celles d'*A. atlantis.* WARTHIN a décrit en 1928 *C. crosbiensis* en provenance des mêmes niveaux et de la même région. Ce reste fragmentaire semble assez comparable à *C. dorotheae;* toutefois cette plaque ne possède certainement que 6 crêtes.

Il faut citer la présence de plaques portant 7 crêtes, non décrites, dans le Trias supérieur des Indes (Maleri formation) mentionnées par JAIN (1968). MIALL (1878) a figuré un fragment d'une telle plaque. Toutes les plaques dentaires triasiques qui semblent proches de celles d'*A. atlantis* sont des plaques de dimensions assez petites, à l'exception des plaques dentaires de la Maleri formation.

C. tiguidiensis TABASTE 1963

Il existe une quarantaine de plaques subcomplètes et presque autant de plaques fragmentaires en provenance du Crétacé du Sahara. La morphologie est pratiquement la même que celle des plaques d'*A. atlantis.* Les angles et les indices sont très comparables (étude en cours). Ces plaques dentaires portent parfois jusqu'à 10 crêtes au lieu de 8 et un alignement de denticules chez *A. atlantis;* avec les dimensions qui sont légèrement inférieures c'est le seul caractère qui les distingue de celles d'*A. atlantis.* En l'absence d'autres restes il est cependant difficile d'affirmer que *C. tiguidiensis* a pour ancêtre triasique *A. atlantis.*

C. africanus HAUG 1904 et *C. pectinatus* TABASTE 1963

Ces deux espèces du Crétacé inférieur saharien possèdent souvent des plaques dentaires à 7 crêtes ou plus. Elles diffèrent de celles d'*A. atlantis* par leur angle interne assez nettement obtus et la perte pertielle du rayonnement de leurs crêtes à partir du sommet de l'angle interne. Les petites plaques rappellent plus celles d'*A. atlantis.* Les angles et les indices, sauf l'angle interne sont très proches de ceux d'*A. atlantis* et de *C. tiguidiensis.* Les plaques dentaires de *C. africanus* et de *C. pectinatus* semblent avoir évolué à partir de plaques semblables à celles de *C. tiguidiensis* et d'*A. atlantis.*

Neoceratodus forsteri (KREFFT 1870)

L'angle interne est obtus mais il est rarement net, les crêtes ne rayonnent pas à partir de cet angle, la première vallée n'est pas nettement plus large que la seconde et la première crête demeure plus longue que les autres. 6 ou 7 crêtes peuvent être présentes. Parmi les fossiles triasiques il y en a peu qui possèdent autant de crêtes. Avec STROMER & PEYER (1917), je pense que c'est parmi les formes à 7 crêtes et plus qu'il faut rechercher les ancêtres de *Neoceratodus.* Il semble qu' *A. atlantis* ne puisse pas convenir car il possède des premières crêtes dont les proportions ne sont pas archaïques; en effet les premières crêtes sont chez *A. atlantis* plus courtes ou aussi longues que les suivantes alors que chez *N. forsteri* la disposition primitive subsiste. Les plaques dentaires de *C. africanus* et de *C. pectinatus* évoquent mieux celles de *N. forsteri.*

Arganodus atlantis semble assez proche par ses plaques dentaires de celles qui sont connues au Texas à la même époque. Ce fait concorde assez bien avec la paléogéographie. Les plaques dentaires semblent permettre de relier phylétiquement

A. atlantis avec *C. multicristatus* du Trias inférieur et *C. tiguidiensis* du Crétacé inférieur. Il faut toutefois être prudent car ces Cératodontidés ne sont connus que par leurs plaques dentaires.

3. Les Dipneustes: II. *Ceratodus arganensis* MARTIN 1979

Genre *Ceratodus* AGASSIZ 1838

Ceratodus arganensis MARTIN 1979

*1979 *Ceratodus arganensis* MARTIN, p. 89, 91, fig. 4. — [1979b]

Holotype: MARTIN 1979, fig. 4, Tal 327.

Locus typicus: couloir d'Argana (Maroc), gisement X (DUTUIT 1976a).

Stratum typicum: base des grès et argiles silteuses rouges (t5).

Matériel: 3 plaques supérieures Tal 325a et b, Tal 327; un frontal latéral fragmentaire ankylosé à la plaque Tal 325a et un second frontal latéral Tal 329: un dermoptérotique Tal 328; un frontal central Tal 326 (empreinte de la face interne). Tous ces os dermiques sont fragmentaires.

Diagnose: *Ceratodus* dont les plaques dentaires supérieures assez petites ont la forme d'un triangle rectangle. Les crêtes sont tranchantes, au nombre de 7. Elles sont inclinées vers l'avant sur le bord labial. Les crêtes, à partir de la troisième, sont d'abord dirigées vers l'arrière puis se courbent latéralement, brusquement. Le processus ascendens ptérygopalatin s'élève entre la 2e et la 4e crête. Les os dermiques sont minces, dépourvus d'ornementation et portent des sillons sensoriels.

Description

Il y a deux plaques gauches Tal 325b et Tal 327 et une plaque droite Tal 325a. Les deux plaques Tal 325 s'articulent parfaitement par une surface de contact du flanc mésial qui est très nette. La description est fondée sur l'holotype.

Vue occlusale

La région de l'angle interne est arrondie mais la forme en triangle rectangle est indéniable. Le bord mésial et la partie labiale des crêtes constituent de véritables lames. L'angle interne vaut en moyenne 94°, 97° sur le type, la première crête n'est pas plus longue que les suivantes. Les 3 premières crêtes émergent du sommet de l'angle interne tandis que les 2 dernières émergent à partir du bord lingual; l'usure empèche de voir si la 4e et la 5e atteignaient le sommet de l'angle interne. Les crêtes postérieures sont nettement courbées vers l'avant. La première vallée n'est pas nettement plus large que la seconde. La variation individuelle se manifeste surtout par un angle interne plus faible sur Tal 325a 87°. Sur la même plaque le processus ascendens ptérygopalatin s'étale entre la 2e et la 4e crête alors qu'il est placé entre la 2e et la 3e sur les deux autres plaques.

Les plaques dermiques

Les frontaux latéraux sont déterminés avec certitude puisque Tal 325a porte encore une plaque dentaire. Cet os fragmentaire porte le sillon sensoriel du canal supraorbitaire. Cet os est assez épais. Tal 329 porte des crêtes sur sa face interne, sa forme générale et ces crêtes ont permis de l'identifier. Il rappelle assez bien les frontaux latéraux d'*A. atlantis,* il est cependant plus petit et plus mince (longueur 4,5 cm, épaisseur 3 mm).

L'empreinte d'un os pentagonal assez petit (3 cm sur 2,5 cm) a été interprétée comme la face interne d'un frontal central (empreinte au latex Tal 326). Des surfaces de recouvrement bordent l'os latéralement.

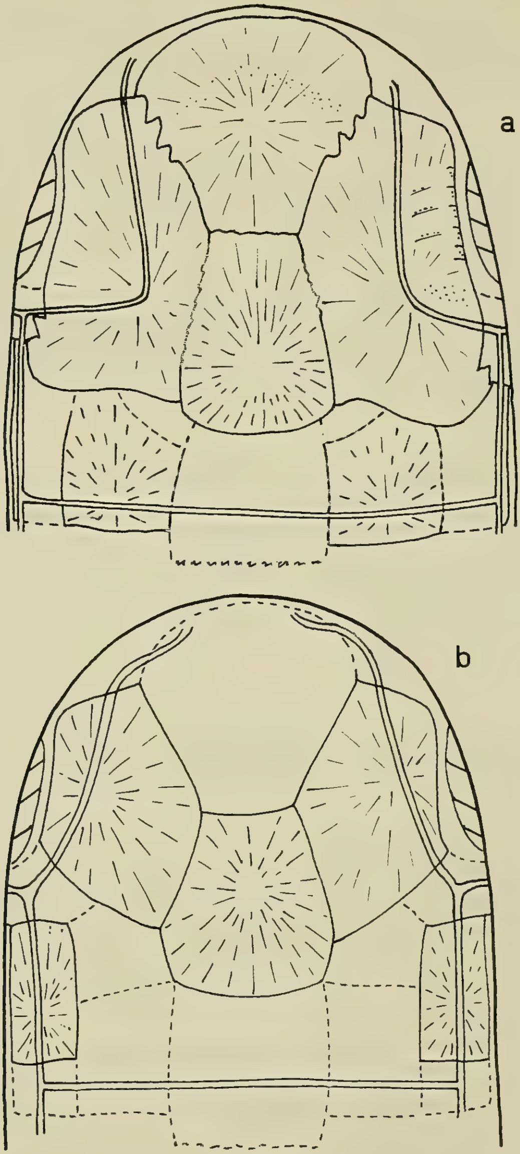


Fig. 5. a: Reconstitution hypothétique de *Ceratodus rectangulus* LINCK.
b: Reconstitution hypothétique de *Ceratodus arganensis* MARTIN.

Une plaque portant un sillon sensoriel longitudinal a été interprètée comme un dermoptérotique. Cette plaque est rectangulaire (3 cm sur 2 cm); elle est fine (1,5 mm). Le centre de radiation est situé sur le sillon sensoriel. Il n'y a aucune ornementation. Une longueur et les deux largeurs portent des surfaces de recouvrement sur la face interne.

Ces os dermiques appartiennent surement à *C. arganensis* car ils ont été découverts dans le même bloc de sédiment que les plaques dentaires Tal 325. Il n'est pas certain que cet ensemble appartienne au même sujet. Ces os ne peuvent pas appartenir à *A. atlantis* car ils ne ressemblent à aucun des os de ce Cératodontidé, sauf les frontaux latéraux, mais il semble que cela soit assez banal (voir plus haut).

Le toit crânien de *C. arganensis* devait être relativement conservateur avec une mosaïque encore complexe (fig. 5b).

Comparaisons

Les plaques dentaires évoquent particulièrement *C. africanus* et *C. pectinatus* à cause de la perte partielle du rayonnement des crêtes; de plus la partie labiale des crêtes est presque parallèle comme chez ces deux espèces du Crétacé. Une plaque dentaire du Karroo (elle proviendrait avec doute de l'horizon à poissons du Stormberg) ressemble un peu à celles de *C. arganensis* mais elle est cassée. Il s'agit de *C. capensis* A. S. WOODWARD 1889. Il est possible que cette plaque ait porté 6 crêtes mais seules 4 sont conservées. L'angle interne est arrondi à son sommet, il vaut environ 90° et les crêtes ne rayonnent pas à partir du sommet de l'angle. Trop d'incertitudes entourent cependant ce fossile pour le rapprocher de *C. arganensis.*

Ces plaques dentaires n'appartiennent pas à *A. atlantis* à cause de leur angle interne arrondi et de la courbure marquée des crêtes. Ce caractère qui annonce une perte plus prononcé du rayonnement rapproche cette espèce de *C. africanus* et *C. pectinatus* mais aussi de *Neoceratodus.*

4. Conclusions sur les Dipneustes

A. atlantis et *C. arganensis* possèdent un toit crânien et des plaques dentaires différents de ceux qui sont connus au Trias. La variété des Dipneustes triasiques a été mise en évidence d'abord sur les plaques dentaires. VOROBJEVA (1967) a montré que les caractères postcrâniens étaient aussi fort variables. La diversité qui règne chez les Cératodontidés triasiques est confirmée par les découvertes du couloir d'Argana. Au Trias ce groupe loin d'être en voie de disparition est représenté par un grand nombre d'espèces qui se répartissent dans au moins 7 genres. Ils peuplent aussi bien les eaux franchement marines (certaines formes du Trias allemand, *Paraceratodus germaini* etc.) que les milieux continentaux (les formes du Karroo, de Sibérie, du Texas). L'illusion de leur régression repose sur la régression, bien réelle, de leur ossification de sorte que peu de fossiles spectaculaires ont été découverts en dehors de nombreuses et banales plaques dentaires systématiquement rapportées au genre »fourre tout« *Ceratodus.* Mais la répartition mondiale du groupe, sa nature ubiquiste et les données anatomiques montrent bien qu'elles étaient alors sa vigueur et sa diversité. L'évolution des Dipneustes est loin d'être terminée au Trias et ce n'est que bien plus tard que leur répartition géographique va se réduire à son état actuel, trois genres peuplant trois continents.

Arganodus montre que des relations étroites unissaient le Maroc à l'Amérique du Nord au Trias supérieur en effet *C. dorotheae* du Texas semble voisin d'*A. atlantis.*

C. multicristatus et *C. tiguidiensis* sont peut être liés phylétiquement à *A. atlantis* tandis que *C. arganensis* évoque surtout *C. africanus* et *C. pectinatus.* Ces derniers Cératodontidés semblent assez proches par leurs plaques dentaires de *Neoceratodus forsteri.* De toutes façon ces quatre espèces ont évolué à partir de Dipneustes dont les plaques dentaires devaient être assez comparables à celles de *C. tiguidiensis* et d'*A. atlantis* et c'est parmi le groupe des Cératodontidés mésozoïques dont les plaques dentaires possèdent au moins 7 crêtes qu'il faut rechercher les ancêtres du Dipneuste australien actuel.

5. Actinistien: Coelacanthidé indet.

»Classe« Crossopterygii HUXLEY 1861
Ordre Coelacanthiformes JARVIK 1942
Famille Coelacanthidae AGASSIZ 1838

Coelacanthidae gen. et sp. indet.

Matériel et terminologie. — Il s'agit de l'os latéral droit de la mandibule c'est à dire dans la terminologie de MOY-THOMAS (1935) l'angulaire. J'utilise cette terminologie car elle a été employée par SCHAEFFER pour décrire *Diplurus newarki* BRYANT) dont l'angulaire est assez comparable à celui-ci. Cet os provient du gisement X.

Description. — L'allongement (6 cm/1,2 cm) de cet os concave mésialement et ventralement, convexe dorsalement et latéralement est typique de cette plaque osseuse chez les Actinistiens. Sur la face externe 8 dépression ovalo-circulaires marquent la trace du canal mandibulaire. Au dessous l'os s'affine à l'emplacement de son recouvrement par la plaque gulaire. La face interne évoque particulièrement celle de l'angulaire de *D. newarki* (SCHAEFFER 1952) qui diffère cependant de celui-ci par sa forme plus rectangulaire et les 4 dépressions seulement du canal mandibulaire. Cette association de Dipneustes d'Actinistiens et d'Actinoptérygiens dans les mêmes niveaux triasiques n'est pas exceptionelle. Elle est connue au Spitsberg (STENSIÖ 1921), à Madagascar (WHITE 1932, 1933; MOY-THOMAS 1935; PIVETEAU 1934; LEHMAN 1952; LEHMAN et al. 1959; BELTAN 1968), dans le Buntsandstein européen (FRAAS 1904; FRENTZEN 1924; JÖRG 1969; GALL et al. 1974) et dans le Dockum group de l'Ouest des USA (CASE 1921; WARTHIN 1928; SCHAEFFER & GREGORY 1961; SCHAEFFER 1967).

6. Conclusions générales

Arganodus atlantis avec son toit crânien très bien conservé permet de préciser l'anatomie des Cératodontidés triasiques. Phylétiquement ce nouveau genre pourrait être relié à *C. multicristatus* du Trias inférieur de Sibérie et d'Europe et à *C. tiguidiensis* du Crétacé inférieur saharien. *C. dorotheae* du Trias supérieur du Texas semble aussi voisin de cette forme marocaine.

C. arganensis semble proche surtout de *C. africanus* et de *C. pectinatus* du Crétacé inférieur saharien. Ces deux groupes de Cératodontidés se rapprochent par le nombre et les proportions de leurs crêtes dentaires. Le toit crânien d'*Arganodus* semble l'exclure de l'ascendance de *Neoceratodus.* Par contre les plaques dentaires de *C. arganensis, C. africanus* et *C. pectinatus* rappellent celles de *Neoceratodus forsteri.* Il faut certainement rechercher les ancêtres mésozoïques de ce Dipneustes parmi les Cératodontiformes dont les plaques dentaires portent au moins 7 crêtes.

Arganodus atlantis et *Ceratodus dorotheae* montrent que des relations étroites existaient entre l'Amérique du Nord et le Maroc au Trias supérieur, ce qui est confirmé par certains Actinoptérygiens (MARTIN 1980 b, c) et les Vertébrés tétrapodes (DUTUIT 1976a, 1977 a, b).

7. Bibliographie

Pour les ouvrages antérieurs à 1966 et 1967 je renvoie à LEHMAN 1966 et à JARVIK 1967. Pour la géologie je renvoie à DUTUIT 1976a.

BELTAN, L. (1968): La faune ichthyologique de l'Eotrias du N.W. de Madagascar: le neurocrâne. — Cahiers Paléont., **1968:** 136 pp., 44 figs., 50 pls.; Paris.

BERMAN, D. S. (1976): Cranial morphology of the lower Permian lungfish *Gnathorhiza* (Osteichthyes: Dipnoi). — J. Paleont., 50: 1020—1033, 8 figs.; Tulsa/Oklah.

— (1979): *Gnathorhiza bothrotreta* (Osteichthyes: Dipnoi) from the lower Permian Abo Formation of New Mexico. — Ann. Carnegie Mus., 48: 211—230, 7 figs.; Pittsburgh.

BERNACZEK, G. M. (1977): A lungfish cranium from the middle Devonian of Yukon territory, Canada. — Palaeontographica, 157: 175—200, 14 figs., 4 pls.; Stuttgart.

BERTMAR, G. (1965): On the development of the jugular and cerebral veins in fishes. — Proc. zool. Soc. London, **144:** 88—129, 25 figs.; London.

DUTUIT, J. M. (1976a): Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers Stégocéphales recueillis dans le couloir d'Argana (Atlas occidental). — Mem. Mus. nat. Hist. nat., C, **36:** 253pp., 104 figs. 70 pls.; Paris.

— (1976b): Où en est la stratigraphie à base paléontologique de la formation rouge d'Argana (Atlas occidental)? — C. R. somm. Soc. géol. Fr., 6: 272—273.; Paris.

— (1977a): *Palaeorhinus magnoculus*, Phytosaure du Trias supérieur de l'Atlas marocain.- Géol. médit., **4:** 255—268, 2 figs., 1 pl.; Marseille.

— (1977b): Description du crâne d'*Angistorhinus talainti* nov. sp., un nouveau Phytosaure du Trias atlasique marocain.-Bull. Mus. natl. Hist. nat., 3e série, **489:** 297—326, 7 figs., 6 pls.; Paris.

GALL, J. C.; GRAUVOGEL, L. & LEHMAN, J. P. (1974): Faune du Buntsandstein V. Les poissons fossiles de la collection GRAUVOGEL-GALL. — Ann. Paléont., **60:** 10—21, 6 figs., 10 pls.; Paris.

JAIN, S. L. (1968): Vomerine teeth of *Ceratodus* from the Maleri Formation (Upper Triassic, Deccan, India). — J. Paleont., 42: 96—99, 3 figs.; Tulsa/Oklah.

JARVIK, E. (1967): On the structure of the lower jaw in Dipnoans: with a description of an early Dipnoan from Canada, *Melanognathus canadensis* gen. et sp. nov.-Linn. Soc. Zool. London, 47: 155—183, 9 figs., 6 pls.; London.

JÖRG, E. (1969): Eine Fischfauna aus dem oberen Buntsandstein (Untertrias) von Karlsruhe Durlach (Nord Baden). — Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschl., **28:** 87—103, 9 figs., 4 pls.; Karlsruhe.

KEMP, A. (1977): The pattern of tooth plate formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* (KREFFT). — Zool. J. Linn. Soc., **60:** 223—258, 5 figs. 7 pls.; London.

KRUMBEIN, W. E. & WILCZEWSKI, N. (1973): Eine Dipnoer-Zahnplatte aus dem Buntsandstein Helgolands. — N. Jb. Geol., Paläont., Mh., **1973:** 279—283, 1 fig.; Stuttgart.

LEHMAN, J. P. (1966): Actinopterygii, Dipnoi et Crossopterygii, Brachiopterygii. — *In:* PIVETEAU, J.: Traité de Paléontologie. 4/3: 420 pp., 344 figs.; Paris (Masson).

— (1975): A propos de *Ceratodus sturii* TELLER, 1891. — Bull. Mus. natl. Hist. nat., 3e sèrie, **345:** 241—246, 4 figs.; Paris.

MARTIN, M. (1979): Actinoptérygiens, Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain. — Thèse de 3e cycle, Paris VI, 121 pp., 75 figs., 6 pls. — [Mscr.] — [1979a].

— (1979): *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux Dipneustes du Trias supérieur continental marocain. — C. R. Acad. Sci. Paris, D, **289:** 89—92, 1 fig.; Paris. — [1979b].

— (1980): Revision of *Ceratodus concinnus* PLIENINGER. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **56:** 15 pp., 3 figs., 1 pl.; Stuttgart. — [1980a].

— (1980): *Dipteronotus gibbosus* (Actinopterygii, Chondrostei) nouveau Colobodontidé du Trias supérieur continental marocain. — Geobios, 13/3: 445—449, 1 pl.; Lyon — [1980b]

— (1980): Les Redfieldiidés (Actinopterygii, Chondrostei) du Trias supérieur continental marocain. — Geobios, 13/3: 437—440, 5 figs.; Lyon. — [1980c].

MILES, R. S. (1977): Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group: a study based on the new species from the Devonian of Australia. — Zool. J. Linn. Soc., **61:** 328pp., 158 figs.; London.

Poplin, C. (1973): Survivance de la ligne »épibranchiale« en particulier du »canal dorso-latéral antérieur« (ligne profonde) chez les Vertébrés inférieurs. — Bull. Mus. natl. Hist. nat., **117:** 118—139, 10 figs.; Paris.

Schaeffer, B. (1967): Late Triassic fishes from the Western United States. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **135:** 287—342, 20 figs. 22 pls.; New york.

Schultze, H. P. (1969): *Griphognathus* Gross, ein langschnauziger Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergisch Gladbach (rheinisches Schiefergebirge) und von Lettland. — Geologica et Palaeontologica, 3: 21—78. 43 figs., 9 pls.; Marburg.

Thomson, K. S. & Campbell, K. (1971): The structure and relationships of the primitive Devonian lungfish *Dipnorhynchus sussmilchi* (Etheridge). — Bull. Peabody Mus. nat. Hist., **38:** 109 pp., 95 figs.; New Haven.

Vorobjeva, E. I. (1967): Triassic Ceratods from South Fergana and remarks on the systematics and phylogeny of Ceratodontids. — Paleont. J. Transl., **1:** 80—87, 3 figs. 1 pl.; Washington.

Vorobjeva, E. & Minikh, M. G. (1968): Experimental application of biometry to the study of ceratodontid dental plates. — Paleont. J. Transl., **2:** 217—227, 3 figs., 1 pl.; Washington.

Adresse de l'auteur:

Dr. M. Martin, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

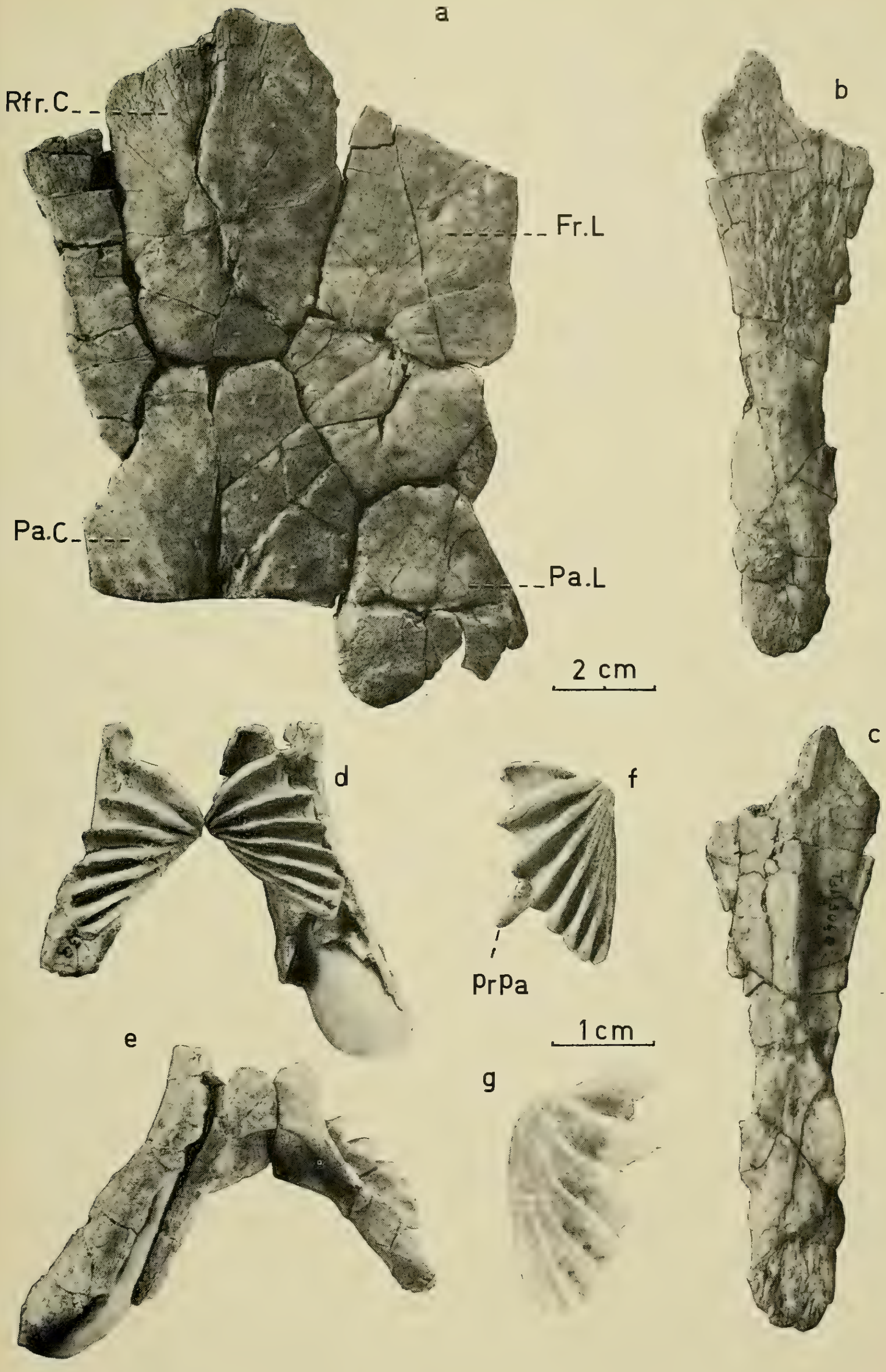
Planche 1

Arganodus atlantis Martin (a—f)

a: toit crânien de l'holotype. — Fr. L: frontal latéral, Pa. C: pariétal central, Pa. L: pariétal latéral, Rfr. C: rostrofrontal central.
b: face ventrale du parasphénoide Tal 304 f.
c: face dorsale du même os.
d: face occlusale de la mandibule de l'holotype.
e: face ventrale de la même mandibule.
f: plaque dentaire supérieure droite Tal 317. — Prpa: processus ascendens ptérygopalatin.

Ceratodus arganensis Martin (g)

g: holotype.


a
Rfr.C
Fr.L
Pa.C
Pa.L
2 cm
b
c
d
f
PrPa
1cm
e
g

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 70	31 S.	Stuttgart, 20. 6. 1981

Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Süddeutschlands (Dipnoi, Pisces)

The skull roof of a ceratodontid lungfish from the Triassic of South Germany (Dipnoi, Pisces)

SMITHSONIAN
MAY 14 1982
LIBRARIES

Von Hans-Peter Schultze, Lawrence/Kansas

Mit 17 Abbildungen

Summary

Skull roof, tooth plate bearing bones, and lower jaw of „*Ceratodus*“ *serratus* are described from the Lower Keuper of Kupferzell-Bauersbach/Southern Germany. The genus *Ptychoceratodus* is valid for the two species *P. serratus* (Agassiz 1838) and *rectangulus* (Linck 1936) based on the skull roof. *Ptychoceratodus* is related closest to *Arganodus* Martin 1979 from the Upper Triassic of Morocco. The analysis of the relationships of Triassic lungfishes based on known skull roofs results in the establishment of 3 separate lineages.

The new genus *Beltanodus* is proposed for *Paraceratodus* sp. (Beltan 1968).

Zusammenfassung

Schädeldach, Zahnplatten tragende Knochen und Unterkiefer der ceratodontiden Lungenfisch-Gattung *Ptychoceratodus* aus dem Unteren Keuper von Kupferzell-Bauersbach werden beschrieben. Die Gattung *Ptychoceratodus* mit den Arten *P. serratus* (Agassiz 1838) und *rectangulus* (Linck 1936) steht *Arganodus* Martin 1979 aus der Oberen Trias von Marokko am nächsten. Eine Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen der bekannten Schädeldächer triassischer Lungenfische ergibt 3 voneinander getrennte Entwicklungsreihen.

Für *Paraceratodus* sp. (Beltan 1968) wird die neue Gattung *Beltanodus* aufgestellt.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Fundumstände 3
3. Terminologie 3
4. Beschreibung 5
   Gattung *Ptychoceratodus* Jaekel 5
      Ptychoceratodus serratus (Agassiz 1838) 6
      Knochen des Schädeldaches 7
      Zahntragende Knochen und Bezahnung 15
      Unterkiefer 18
      Knochen unsicherer Identifikation 20

5. Vergleiche 20
6. Verwandtschaftsbeziehungen triassischer Ceratodontiden 23
Verwandtschaftsbeziehungen von *Arganodus* und *Ptychoceratodus* 24
Gattung Beltanodus n. g. 24
Beltanodus ambilobensis n. sp. 24
Verwandtschaftsbeziehungen von *Tellerodus* und *C. formosus* 27
Verwandtschaftsbeziehungen von *Neoceratodus* 27
7. Literatur 29

1. Einleitung

1838 beschrieb AGASSIZ zahlreiche Zahnplatten aus der Trias Englands und Süddeutschlands, die er der Lungenfischgattung *Ceratodus* zuwies; er unterschied dabei mehrere Arten. In der Folgezeit wurde der Gattungsname *Ceratodus* vielen Zahnplatten aus dem Mesozoikum und dem Tertiär zugeschrieben, ohne daß mehr als die Zahnplatten bekannt war.

Aufgrund sehr ähnlicher Zahnplatten wurde sogar der 1870 entdeckte rezente australische Lungenfisch derselben Gattung zugeordnet (KREFFT 1870; GÜNTHER 1871).

TELLER (1891) beschrieb erstmals ein fossiles Schädeldach aus der Obertrias Österreichs und rechnete es der Gattung *Ceratodus* zu (*C. sturii*). Wegen der offensichtlichen Unterschiede im Bau des Schädeldaches stellte er für den rezenten australischen Lungenfisch die Gattung *Epiceratodus* (Synonym von *Neoceratodus* CASTELNAU 1876) auf. Nach LEHMAN (1976) ist *C. sturii* TELLER 1891 generisch deutlich verschieden sowohl von *Ceratodus* als auch von *Neoceratodus*; er wies ihn deshalb einer neuen Gattung, *Tellerodus*, zu.

Weitere Schädel von triassischen Lungenfischen, zum Teil mit sehr ähnlichen Zahnplatten, sind jeweils neuen Gattungen zugeordnet worden (*Gosfordia* WOODWARD 1890, *Microceratodus* TEIXEIRA 1954, *Paraceratodus* LEHMAN, CHATEAU, LAURAIN & NAUCHE 1959, *Asiatoceratodus* VOROBYEVA 1967, *Arganodus* MARTIN 1979 a, b, mit einer Ausnahme: *Ceratodus formosus* WADE 1935. Das Schädeldach von *C. formosus* zeigt in der Anordnung eines kleinen medianen Knochens anterior zu einer breiten Knochenplatte, die die Hauptfläche des Schädeldaches bildet, große Ähnlichkeiten mit *Tellerodus,* nicht aber mit *Neoceratodus.*

Die meisten *Ceratodus*-Arten beschrieb AGASSIZ aufgrund von Zahnplatten aus dem Rhät von Aust Cliff bei Bristol, England, daneben einige Arten aus der süddeutschen Trias. PLIENINGER (1844), QUENSTEDT (1883) u. a. beschrieben weitere Arten aus der süddeutschen Trias aufgrund isolierter Zahnplatten. WOODWARD (1891) hat viele der Artnamen synonymisiert, und CHABAKOV (1932) versuchte der Namenflut Herr zu werden, indem er die Zahnplatten in 2 Typen untergliederte: massive, flache („Ceratodi lati") und schneidende („Ceratodi excisi"). Dem ersten Typ gehört *C. latissimus*, die Typusart der Gattung *Ceratodus*, an, während die Zahnplatten der Fundstelle Kupferzell-Bauersbach (geplante Beschreibung durch M. MARTIN, Ludwigsburg) dem zweiten Typ, und zwar der Art *C. serratus* AGASSIZ (= *C. runcinatus* PLIENINGER 1844) angehören. Zusammen mit Zahnplatten sind in der süddeutschen Trias nur ganz vereinzelte Schädelplatten gefunden worden (LINCK 1963: *C. rectangulus* aus dem Stubensandstein), die allerdings keine eindeutige Rekonstruktion des Schädeldaches ermöglichen. Letzteres ist nun erstmals anhand der neuen Funde von Kupferzell-Bauersbach möglich.

Dank

Das vorliegende Material wurde mir von Dr. R. WILD, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg, zur Bearbeitung zur Verfügung gestellt. Er und seine Frau haben das Material präpariert, und er gab mir alle Auskünfte über die Fundumstände. Dafür möchte ich vielmals danken. Prof. Dr. B. ZIEGLER, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, brachte den Hauptteil des Materials freundlicherweise nach Lawrence/Kansas anläßlich seines Besuches dort. Herrn Dr. M. MARTIN, ebenfalls Ludwigsburg, möchte ich für die Überlassung einer Kopie seiner unveröffentlichten Dissertation danken. Schriftliche Diskussionen mit ihm über andere triassische Dipnoer und deren Verwandtschaftsverhältnisse waren sehr befruchtend für die vorliegende Arbeit.

D. BENNETT, Museum of Natural History, Lawrence/Kansas, hat die ausgezeichneten Zeichnungen angefertigt. Die Photographien wurden vom Photographic Services der University of Kansas, Lawrence/Kansas, angefertigt.

Das beschriebene Material gehört dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, alle Nummern sind Nummern dieses Museums. In der Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen triassischer Ceratodontiden sind Informationen mitverwertet, die ich über Jahre für den Band Dipnoi des Handbook of Paleoichthyology zusammengetragen habe. Viele Rekonstruktionen in den Abbildungen 15—17 sind neu, begründet auf Material aus dem Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, und aus dem Paläontologischen Museum der Akademie der Wissenschaften, Moskau. Ich möchte Prof. Dr. J.-P. LEHMAN, M. D. GOUJET und Mlle. L. BELTAN, alle Paris, und Frau Dr. E. VOROBYEVA, Moskau, für ihr Entgegenkommen danken.

2. Fundumstände

Die hier beschriebenen Lungenfischreste wurden im Frühjahr 1977 zusammen mit Tetrapodenresten, Actinopterygierschuppen, Coelacanthidenresten, einigen Muscheln (*Unionites = Anoplophora*) und ganz vereinzelten Pflanzenresten beim Bau der Autobahn Heilbronn—Würzburg in der Nähe von Kupferzell-Bauersbach geborgen (WILD 1978). Fast 95% aller Funde sind Tetrapodenreste (WILD 1978); Lungenfischreste sind äußerst selten, wobei Zahnplatten häufiger als Knochenplatten sind. Die Knochenplatten waren isoliert, sie wurden z. T. in weitem Abstand voneinander und an verschiedenen Tagen gefunden. Dennoch war es möglich, Knochenplatten eines einzigen Exemplares (50939a—c, 50940a—d, 50942b) zu einem Schädeldach zusammenzufügen. Vomer 50939, „Angulare" 50941 und ein Knochen unsicherer Identifikation 50943 mögen nach den Fundumständen (Dr. R. WILD, briefliche Mitteilung) ebenfalls von demselben Exemplar stammen. Außerdem ist es eindeutig, daß die Schädelplatten 51127a, b und 51129 und möglicherweise 51128 zu einem zweiten Exemplar gehören. So verbleiben ein dritter AB-Knochen (51127), ein zweiter E-Knochen (50942a) und zwei Vomer (50937 und 50938, wobei 50937 aus einem 20 cm tieferen Niveau stammt) als Reste weiterer Exemplare. Es liegen also, abgesehen von weiteren Zahnplatten, Schädelreste von nur 4 oder 5 Exemplaren vor, eine sehr geringer Prozentsatz der Gesamtfauna.

WILD (1978) deutet die lokale Anhäufung von Wirbeltierresten als Ergebnis des Austrocknens eines Brackwassersees, der nach dem Austrocknen wieder überflutet worden ist.

3. Terminologie

Für die Knochen des Schädeldaches wird hier die Terminologie von FORSTER-COOPER (1937) benutzt, da jede Anwendung der Knochenbezeichnungen der Tetrapoden oder der übrigen Knochenfische Homologien vortäuscht, die nicht belegt werden können. Aber auch die Benutzung der FORSTER-COOPER-Terminologie garantiert nicht absolute Homologien von Knochen gleicher Bezeichnung bei verschiedenen Arten und Gattungen (siehe MILES 1977: 220—226). Ich benutze hier rein topographische Kriterien für die Bezeichnung der Knochenplatten, d. h.:

1. Der mediane Knochen im hinteren Schädeldach wird als B-Knochen bezeichnet (Abb. 1A), wenn die hintere Kommissur durch einen dahinter liegenden Knochen A verläuft. Verläuft die hintere Kommissur (= Charakter des Knochens A) über/durch diesen Knochen, so wird er hier mit AB bezeichnet (Abb. 1B, D), ohne daß damit eine Verschmelzung von A und B postuliert sein soll, da dies nicht beweisbar ist (siehe Miles 1977: 220—226). Bei allen postdevonischen Dipnoern ist die Anzahl der Knochen des Schädeldaches reduziert, und ein einziger Knochen kann den Platz einnehmen (ABIJ in Abb. 1C), den bei devonischen Formen mehrere Knochen verschiedener Serien bedecken.

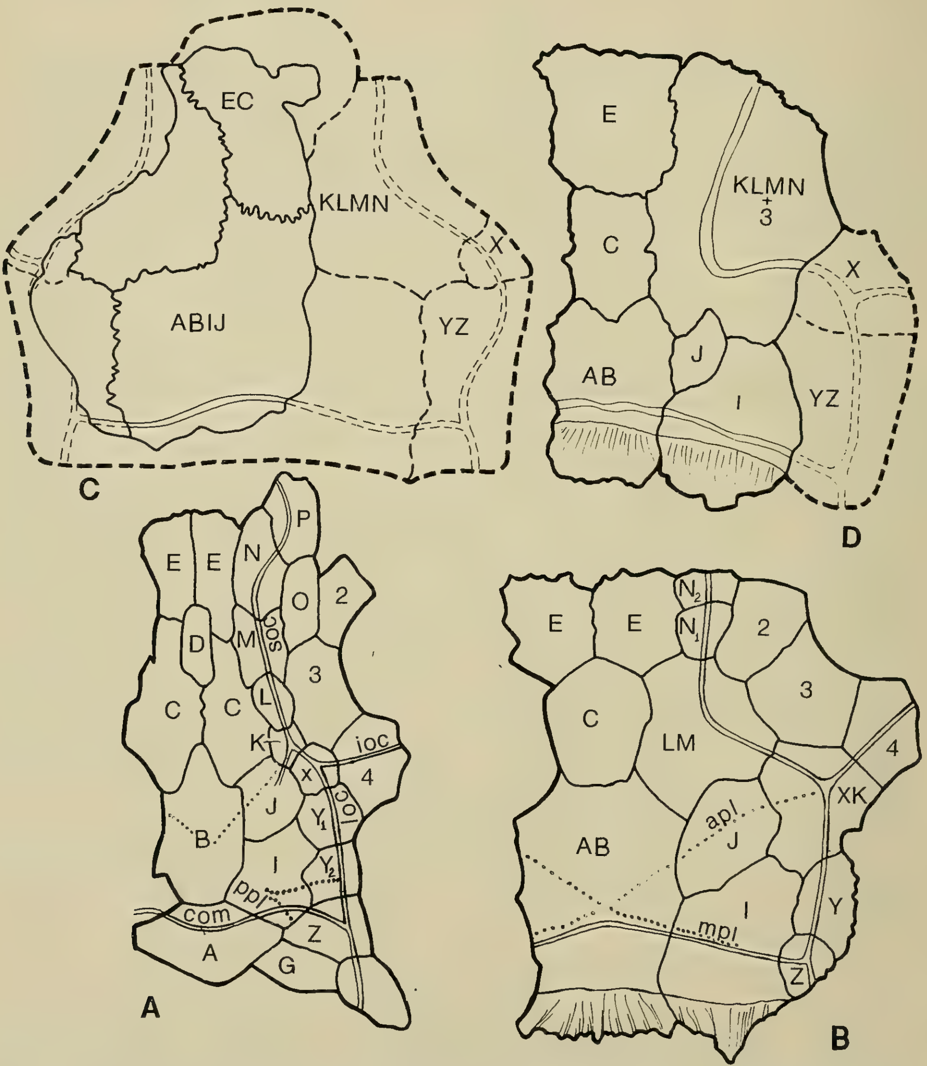


Abb. 1. Bezeichnung der Knochen des Schädeldaches bei Dipnoern. — A: *Dipterus valenciennesi*, Mitteldevon. B: *Sagenodus inaequalis*, Oberkarbon. C: *Tellerodus sturii*, Obere Trias. D: *Ptychoceratodus serratus*, obere Mitteltrias.
apl = vordere Grübchenlinie; com = hintere Kommissur; ioc = Infraorbitalkanal; mpl = mittlere Grübchenlinie; ppl = hintere Grübchenlinie; soc = Supraorbitalkanal.

2. Rostrad zu B folgt bei devonischen Dipnoern das Knochenpaar C und davor das Knochenpaar E (Abb. 1A). Die beiden E-Knochen verschmelzen bei einigen devonischen Gattungen (*Jarvikia, Fleurantia,* bei Exemplaren von *Phaneropleuron*), bei den karbonischen Gattungen *Megapleuron* und *Gnathorhiza* und bei allen postpaläozoischen Gattungen (hier z. T. der weiter rostral liegenden Q-Knochen einbezogen). Für das Knochenpaar C besteht die gleiche Tendenz zur Verschmelzung zu einem unpaaren medianen Knochen (Abb. 1B, D; *Conchopoma, Gnathorhiza* und *Sagenodus* im späten Paläozoikum, *Paraceratodus germaini* und *Microceratodus* in der Trias). Der C-Knochen kann mit anderen unpaaren Knochen (AB oder E) eine Einheit bilden, so daß ein langgestreckter Knochen den Platz von AB und C bzw. C und E einnimmt (ABC bei *Asiatoceratodus* und *Neoceratodus* bzw. EC bei *Tellerodus*, Abb. 1C, und *Arganodus*).

3. Zwischen C und E ist bei einigen devonischen Dipnoern ein unpaarer, medianer Knochen eingeschaltet. Bei *Dipnorhynchus,* einem unterdevonischen Dipnoer, wird dieser Knochen von der Öffnung des Pinealorgans durchbohrt bzw. mehrere kleine D-Knochen umlagern die Pinealöffnung. *Dipterus valenciennesi* weist einen oder mehrere D-Knochen in derselben Position auf, ohne daß eine Pinealöffnung nachweisbar ist (Abb. 1A). Der D-Knochen ist daneben nur bei einigen anderen devonischen Formen (*Chirodipterus australis* MILES 1977, *Holodipterus gogoensis* MILES 1977 und *Ctenodus*) nachweisbar; besonders deutlich tritt er bei langschnauzigen Formen wie *Rhinodipterus* und *Griphognathus* hervor. Bei den meisten Dipnoer-Gattungen fehlt ein D-Knochen. Der verschmolzene unpaare C-Knochen ist von vielen Autoren als D-Knochen bezeichnet worden.

4. Der Hauptsinneskanal verläuft durch die Knochen Z mit der Abzweigung der hinteren Kommissur, Y_2 und Y_1 (Abb. 1A). In Y_2 endet die mittlere Grübchenlinie (Abb. 1A, mpl). Y_2 und Y_1 können zu einem Knochen Y verschmelzen (Abb. 1B; *Sagenodus, Tranodis, Megapleuron, Gnathorhiza, Paraceratodus*) oder mit X einen Knochen XY (*Conchopoma*) oder mit Z einen Knochen YZ (Abb. 1C; *Tellerodus, Arganodus* MARTIN 1979) bilden.

5. In X gabelt der Hauptsinneskanal bei allen postunterdevonischen Dipnoern in Supraorbital-(soc) und Infraorbitalkanal (ioc) auf (Abb. 1A). Der Supraorbitalkanal setzt sich im K-Knochen rostrad fort. In diesem Knochen endet die vordere Grübchenlinie (apl), möglicherweise die letzte Andeutung des ursprünglichen Verlaufs des Supraorbitalkanals hinein in den J-Knochen (*Dipnorhynchus, Uranolophus*), was als Abzweigung noch bei manchen *Dipterus*-Exemplaren zu sehen ist (Abb. 1A; WESTOLL 1949, fig. 3A, B, E, H, I; WHITE 1965, fig. 6, 14, 15, 20). Benutzt man den Verlauf der vorderen Grübchenlinie als Charakter des K-Knochens, so besitzt der X-Knochen bei vielen Dipnoern ebenfalls dieses Merkmal und wird daher hier als XK bezeichnet (Abb. 1B).

6. Der Supraorbitalkanal (soc) setzt sich rostrad fort in den Knochen L (lateral zu C), M (lateral zu C und E), N (lateral zu E), P (soc biegt mediad um) und Q (soc biegt rostrad um). Nimmt ein Knochen den Platz mehrerer Knochen der Supraorbitalserie ein, so wird hier, wie bei den medianen Knochen, eine zusammengesetzte Bezeichnung wie LM (Abb. 1B), KLMN (Abb. 1D), XKLMN (Abb. 1C) usw. benutzt.

4. Beschreibung

Gattung *Ptychoceratodus* JAEKEL 1926

Synonyma: *Ceratodus* AGASSIZ 1838 [partim], *Hemictenodus* JAEKEL 1890 [partim].
Typusart: *Ceratodus serratus* AGASSIZ 1838.
Vorkommen: Keuper (obere Mitteltrias und Obertrias).

Diagnose: Ceratodontider Dipnoer mit Zahnplatten mit schneidenden Kämmen. Schädeldach mit 3 medianen Knochen (AB, C, E), breiten KLMN+3-Knochen, einem kleinen separaten oder mit KLMN+3 oder I verwachsenen J-Knochen und einem I-Knochen, der nahezu so groß ist wie AB.

Synonymie: Die Gattung *Ceratodus* Agassiz 1838 umfaßt Dipnoer des Mesozoikums und Känozoikums mit sehr verschiedenen Zahnplatten. Die Typusart *C. latissimus* hat breite Zahnplatten mit flachen Kämmen, während *C. serratus* Zahnplatten mit schneidenden Kämmen besitzt. Letztere sind hier als eigene Gattung ausgeschieden. Für die Gattung steht der Gattungsname *Ptychoceratodus* zur Verfügung, den Jaekel (1926) unter einer Skizze der Ober- und Unterkieferzahnplatten der Art *runcinatus* aufführte. Die Art *runcinatus* wird hier als Synonym von *C. serratus* angesehen. Die Gattung *Hemictenodus* ist von Jaekel (1890: 7) für *Ctenodus obliquus* Hancock & Atthey aufgestellt worden. *Ctenodus obliquus* ist ein Synonym von *Sagenodus inaequalis* Owen, somit der Gattungsname *Hemictenodus* ein Synonym von *Sagenodus*. Und die zweite von Jaekel (1890) zu *Hemictenodus* gestellte Art *intermedius* ist ein Synonym von *Ceratodus serratus*.

Ptychoceratodus serratus (Agassiz 1838)

Abb. 1—12, 15, 17

*1838 *Ceratodus serratus* Agassiz 1833—44, 3, S. 135—136, Taf. 19, Fig. 18.
1840 *C. serratus* Ag. — Agassiz 1833—44, 1, S. XXXVII.
1844 *C. runcinatus* Plieninger in: Meyer & Plieninger 1844, S. 86, Taf. 11, Fig. 8.
1850 *C. serratus* Ag. — Beyrich 1850, S. 163, Taf. 6, Fig. 3, 4.
1851 *C. runcinatus* Plien. — Bronn & Roemer 1850—56, S. 93—94, Taf. 12, Fig. 16a—b.
1852 *C. serratus* Ag. — Quenstedt 1852, S. 187.
1855 *C. serratus* Ag. — Giebel 1855, S. 115, Taf. 47, Fig. 2.
1864 *C. serratus* Ag. — Alberti 1864, S. 206, 249, Tab. 1 (S. 321).
1871 *C. runcinatus* Plien. — Günther 1871, S. 513, 520, Taf. 31, Fig. 10, Taf. 33, Fig. 4—6.
1878 *C. runcinatus* Plien. — Miall 1878, S. 21, 28.
1878 *C. serratus* Ag. — Miall 1878, S. 30, 31, Taf. 5, Fig. 15.
1886 *C. runcinatus* Plien. — Zittel 1886, S. 255.
1887 *C. runcinatus* Plien. — Zittel 1887, S. 132—133, Abb. 142.
1887 *C. runcinatus* Plien. — Böklen 1887, S. 80.
1888 *C. serratus* Ag. — Fritsch 1888, S. 66, 86, 87.
1890 *C. serratus* Ag. — Jaekel 1890, S. 6.
1890 *C. runcinatus* Plien. — Jaekel 1890, S. 4, 6.
1890 *Hemictenodus intermedius* Jaekel 1890, S. 6, Abb. 2.
1891 *C. runcinatus* Plien. — Woodward 1891, p. 272.
1891 *C. serratus* Ag. — Woodward 1891, p. 274.
1891 *C. runcinatus* Plien. — Teller 1891, S. 23, Abb. 5—8.
1896 *C. runcinatus* Plien. — Volz 1896, S. 979.
1896 *C. intermedius* Jaekel — Volz 1896, S. 977, 979.
1896 *C.* (*Hemictenodus*) *intermedius* Jaekel — Volz 1896, S. 978.
1901 *C. runcinatus* Plien. — Semon 1901, S. 127.
1901 *C. serratus* Ag. — Semon 1901, S. 127.
1901 *Hemictenodus intermedius* Jaekel — Semon 1901, S. 127.
1908 *C. serratus.* — Engel 1908, S. 133, 142.
1908 *C. runcinatus.* — Engel 1908, S. 133, Abb. auf S. 140, 142, 160.
1910 *C. runcinatus.* — Fraas 1910, S. 189, Taf. 58, Fig. 1.
1918 *C. runcinatus* Plien. — Peyer 1918, S. 37—40, 44, 45, 48, 50, 53, 54, 61, 62, 70—72, Abb. 5, 6a+b, Tab. II.
1918 *C. serratus* Ag. — Peyer 1918, S. 20, 61—62.
1918 *Hemictenodus intermedius* Jaekel — Peyer 1918, S. 38, 39, 44, 59, 62, 72.
1925 *C. runcinatus* Plien. — Peyer 1925, S. 9, 13, 16.
1926 *C. runcinatus* Plien. — Deecke 1926, S. 83.
1926 *C. serratus* Ag. — Deecke 1926, S. 84.
1926 *Ptychoceratodus runcinatus* (Plien.) — Jaekel 1926, Abb. 42.

1928 *C. runcinatus* PLIEN. — SCHMIDT 1928, S. 347—348, Fig. 973 (= ENGEL 1908, Abb. auf S. 140) u. 974 (= AGASSIZ 1833—1844, Taf. 19, Fig. 18).
1932 *C. runcinatus* PLIEN. — CHABAKOV 1932, S. 47, 50, 52, 55.
1936 *C. runcinatus* PLIEN. — LINCK 1936, S. 52, 53, 55, 60, 61, 65.
1938 *C. runcinatus* PLIEN. — LINCK 1938, S. 13, 14.
1938 *C. runcinatus* PLIEN. — SCHMIDT 1938, Tab. auf S. 116.
1939 *C. runcinatus* PLIEN. — STROMER 1939, S. 250, 252.
1949 *C. runcinatus* PLIEN. — DECHASEAUX 1949, S. 83.
1959 *C. runcinatus* PLIEN. — PEYER 1959, S. 154.
1962 *C. runcinatus* PLIEN. — LINCK 1962, S. 199, 202.
1962 *C. serratus* AG. — LINCK 1962, S. 199.
1966 *C. runcinatus* PLIEN. — LEHMAN 1966, S. 290.
1966 *C. serratus* AG. — LEHMAN 1966, S. 290.
1967 *C. runcinatus* PLIEN. — VOROBYEVA 1967, S. 110.
1968 *C. runcinatus* PLIEN. — PEYER 1968, S. 113, 118.
1968 *C. runcinatus* PLIEN. — VOROBYEVA & MINIKH 1968, S. 86.
1968 *C. serratus* PLIEN. — VOROBYEVA & MINIKH 1968, S. 86. — [ex errore pro *C. serratus* AG.]
1978 *Ceratodus* — WILD 1978, Abb. auf S. 4.

Holotypus: Zahnplatte des rechten Pterygoids (AGASSIZ 1833—44, 3, S. 135f., Taf. 19, Fig. 18). Sammlung und Verbleib der Zahnplatte unbekannt.

Stratum typicum: Grès Keupérien („Keupersandstein")

Locus typicus: Aargau, Schweiz.

Vorliegendes Material: rechtes Präartikulare mit Zahnplatte (50940a, Abb. 9B, C, 10B), rechtes Pterygoid mit Zahnplatte (50940b, Abb. 9A, C, 10A), 3 Vomerzähne (50937, Abb. 11B; 50938; 50939, Abb. 11A), 3 AB-Knochen (50942, Abb. 2A, B; 51126, Abb. 2D; 51129, Abb. 2C, 8), 2 E-Knochen (50939c, Abb. 5A, 7; 50942a, Abb. 5B), 2 rechte I-Knochen (50939a, Abb. 3B, 7; 51127a, Abb. 7), 2 linke I-Knochen (50939b, Abb. 3A, 7; 51127b ohne posterolateralen Abschnitt, J verschmolzen mit diesem Knochen, Abb. 8), 1 rechter KLMN+3-Knochen verschmolzen mit J (50940c, Abb. 4B, 7), 2 linke KLMN+3-Knochen (50940d verschmolzen mit J, Abb. 4A, 7; 51128 Bruchstück), 1 Knochen unsicherer Identifikation (50943, Abb. 12B), 1 „Angulare" (50941, Abb. 12A). 50942b, 50939a+b, 50940c+d, 50939c und 50940a+b gehören zu ein und demselben Exemplar. 51129, 51127a+b gehören zusammen zu einem zweiten Exemplar.

Fundhorizont: Oberer Lettenkeuper, Untere graue Mergel (oberes Ladin, Mitteltrias).

Fundort: Autobahnbau Heilbronn-Nürnberg, ungefähr 1 km südöstlich des Ortes Kupferzell-Bauersbach, 12 km nördlich von Schwäbisch-Hall, Württemberg, Süddeutschland.

Diagnose: Mediane Knochenreihe aus gleichbreiten Knochenplatten (AB, C, E) zusammengesetzt; Raum für C durch mediad gerichtete Vorsprünge der KLMN+3-Knochen nahezu in einen gleich langen vorderen und hinteren Abschnitt geteilt. Supraorbitalkanal verläuft über KLMN+3 in einem mediocaudad ausschwingenden Bogen. Zahnplatte des Pterygoids mit 5 scharfen und einem sechsten flachen Kamm, Zahnplatte des Präartikulare mit 5 scharfen Kämmen.

Knochen des Schädeldaches

Die Oberfläche aller Knochen ist skulpturlos. Außen- und Innenseite sind von schmalen, radiär zum Zentrum angeordneten oder unregelmäßig verlaufenden Rillen überzogen, vermutlich der Verlauf von Blutgefäßen. Die Knochenplatten bestehen aus Knochensubstanz, sie erreichen 0,8—0,9 cm Dicke.

AB-Knochen (Abb. 2): 3 bilateral symmetrische AB-Knochen liegen vor. Sie besitzen eine typische V-förmige Einbuchtung am Vorderrand zur Aufnahme des C-Knochens, wobei eine Lamelle (od. C) den C-Knochen in dieser Einbuchtung bis zur

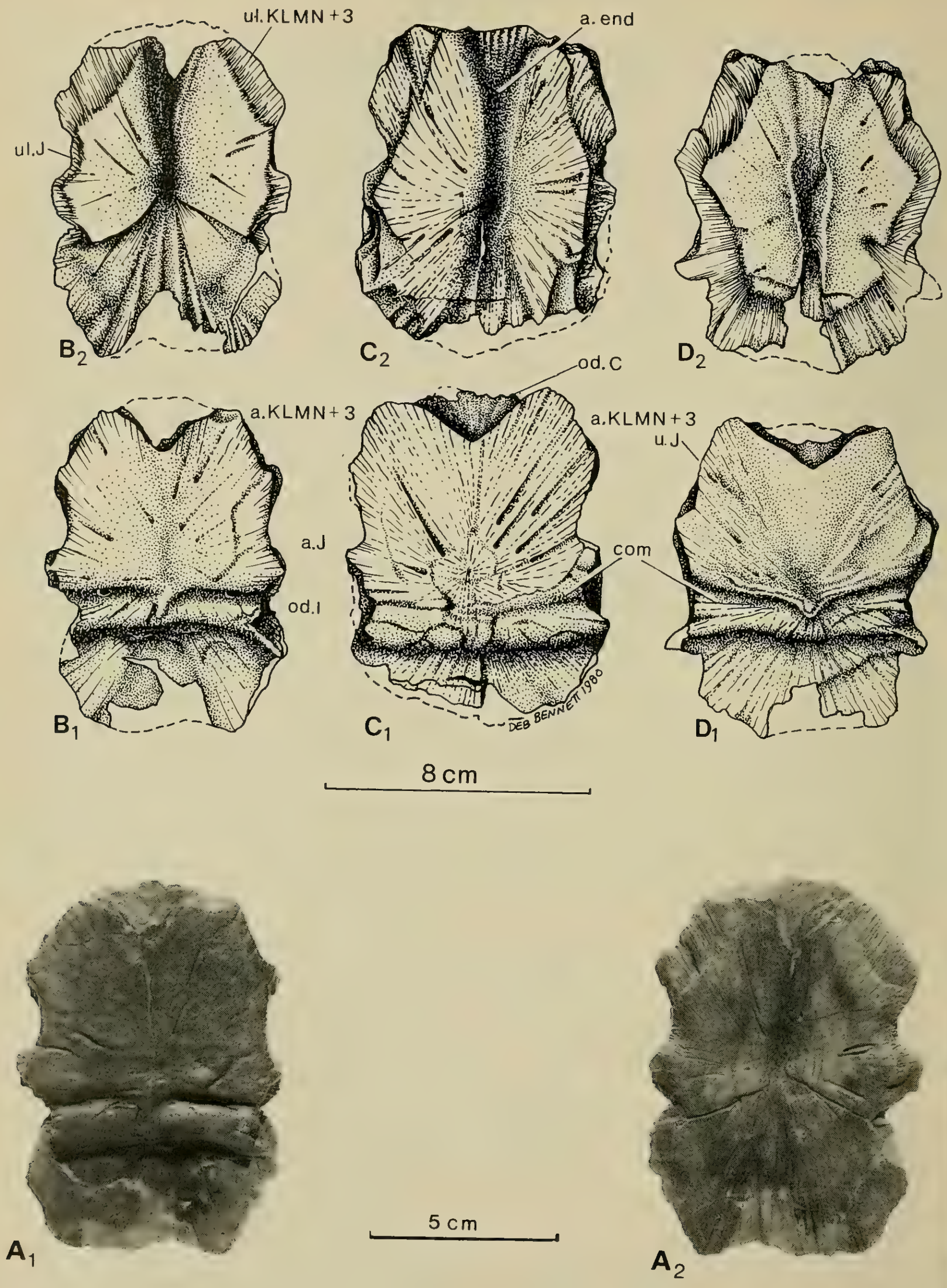

ul.KLMN+3
a.end
ul.J
B_2
C_2
D_2
od.C
a.KLMN+3
a.KLMN+3
u.J
a.J
od.I
com
B_1
C_1
D_1
DEB BENNETT 1980
8 cm
5 cm
A_1
A_2

Abb. 2. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), AB-Knochen. — A, B: 50942b; C: 51129; D: 51126. A_1—D_1: Außenseite; A_2—D_2: Innenseite.
a. end = Vertiefung für Anheftung des Endocraniums; a. J = Anlagerungsfläche für J; a. KLMN+3 = Anlagerungsfläche für KLMN+3; a. KLMN+3 u. J = Anlagerungsfläche für KLMN+3 und J; com = hintere Kommissur; od. C = von C überlagerte Fläche; od. I = von I überlagerte Fläche; ul. J = von J unterlagerte Fläche; ul. KLMN+3 = von KLMN+3 unterlagerte Fläche.

Höhe des Vorderrandes des AB-Knochens unterlagert. Dicht hinter der Mitte des AB-Knochens verläuft quer die hintere Kommissur (com) als Furche, die über dem Wachstumszentrum des Knochens verflacht (Abb. 2A$_1$, B$_1$, C$_1$) oder abrostrad ausbiegt (Abb. 2 D$_1$). Hinter der hinteren Kommissur fällt die Knochenoberfläche steil zu dem etwa $^1/_3$ der gesamten Länge einnehmenden hinteren Abschnitt ab. Die 3 AB-Knochen unterscheiden sich in der Ausbildung der Anlagerungskanten für die Nachbarknochen. Während 50942b (Abb. 2A, B) und 51129 (Abb. 2C) deutlich 3 Einbuchtungen für KLMN+3 (a. KLMN+3), J(a.J) und I(a.I) zeigen, ist bei 51126 (Abb. 2D) eine einheitliche Anlagerungsfläche für KLMN+3 und J (a. KLMN+3 u. J) ausgebildet, was darauf hinweisen mag, daß hier J mit KLMN+3 verschmolzen ist. Außerdem ist bei 51126 an der Begrenzung zwischen dem Hauptteil des Knochens und dem tiefer liegenden caudalen Abschnitt beidseitig ein lateraler Vorsprung ausgebildet.

Die Innenseite des AB-Knochens ist flach mit einer medianen Vertiefung für die Anheftung an das Endocranium (a.end). Lateral erscheinen deutlich die Flächen abgesetzt, die von Lamellen von KLMN+3 (ul. KLMN+3) und J (ul.J) unterlagert

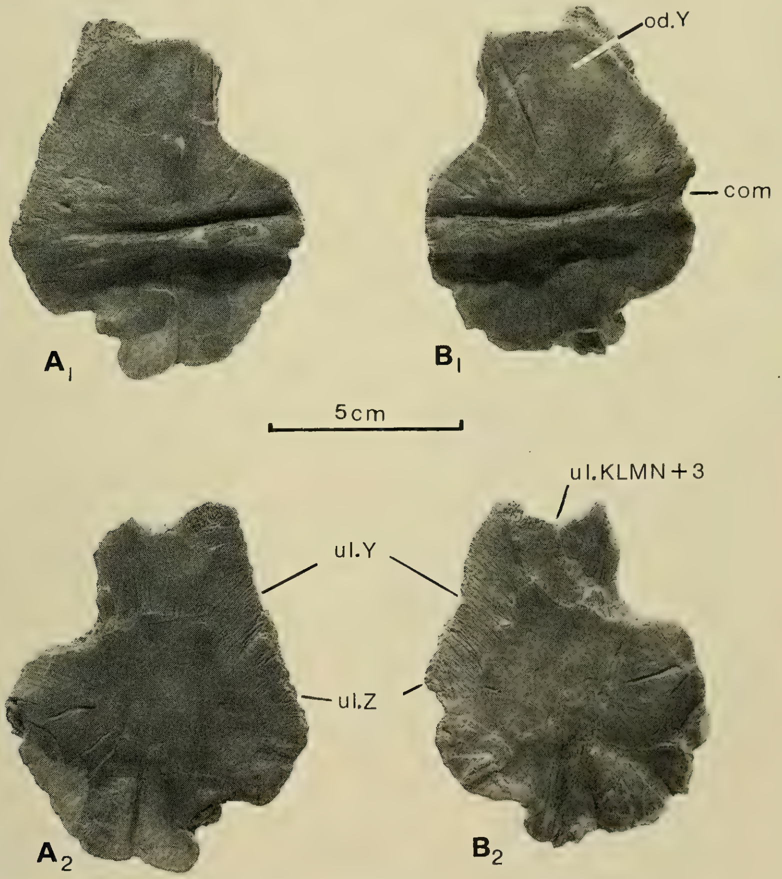


Abb. 3. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), I-Knochen. — A: 50939a, linkes I; B: 50939b, rechtes I. A$_1$—B$_1$: Außenseite; A$_2$—B$_2$: Innenseite.
com = hintere Kommissur; od. Y = von Y überlagerte Fläche; ul. Y = von Y unterlagerte Fläche; ul. KLMN+3 = von KLMN+3 unterlagerte Fläche; ul. Z = von Z unterlagerte Fläche.

werden. Sie erscheinen aufgrund kontinuierlichen Größenwachstums in 51126 (Abb. $2D_2$) breiter als die reale Unterlagerung ist.

I-Knochen (Abb. 3): 2 linke und 2 rechte I-Knochen liegen vor. Nahezu vollständig erhalten sind 50939a (Abb. 3B) + b (Abb. 3A). Bei 51127a (Abb. 8) fehlt der größte Teil des caudalen, überlagerten Abschnitts, 51127b (Abb. 8) ist nur z. T. erhalten und mit dem J-Knochen verwachsen. Der Umriß des I-Knochens ist gekennzeichnet durch die anteromediale Einbuchtung für den J-Knochen, so daß der Vorderrand des I-Knochens halb so breit ist wie die Mitte des Knochens in Höhe der quer über den Knochen verlaufenden hinteren Kommissur. In der Mitte des Knochens ist die Furche für die hintere Kommissur (com) tief, mediad flacht sie etwas ab und laterad klingt sie völlig aus. Eine ovale Vertiefung in dieser Furche ist jeweils medial zum Knochenzentrum bei 50939a+b ausgebildet (nicht aber bei 51127a+b); hier mag das Sinnespolster des Sinneskanals tiefer liegen, so daß es in den Knochen zu liegen kommt. Eine ebensolche Vertiefung ist im rechten Abschnitt der Furche der hinteren Kommissur auf dem AB-Knochen 50942b ausgebildet.

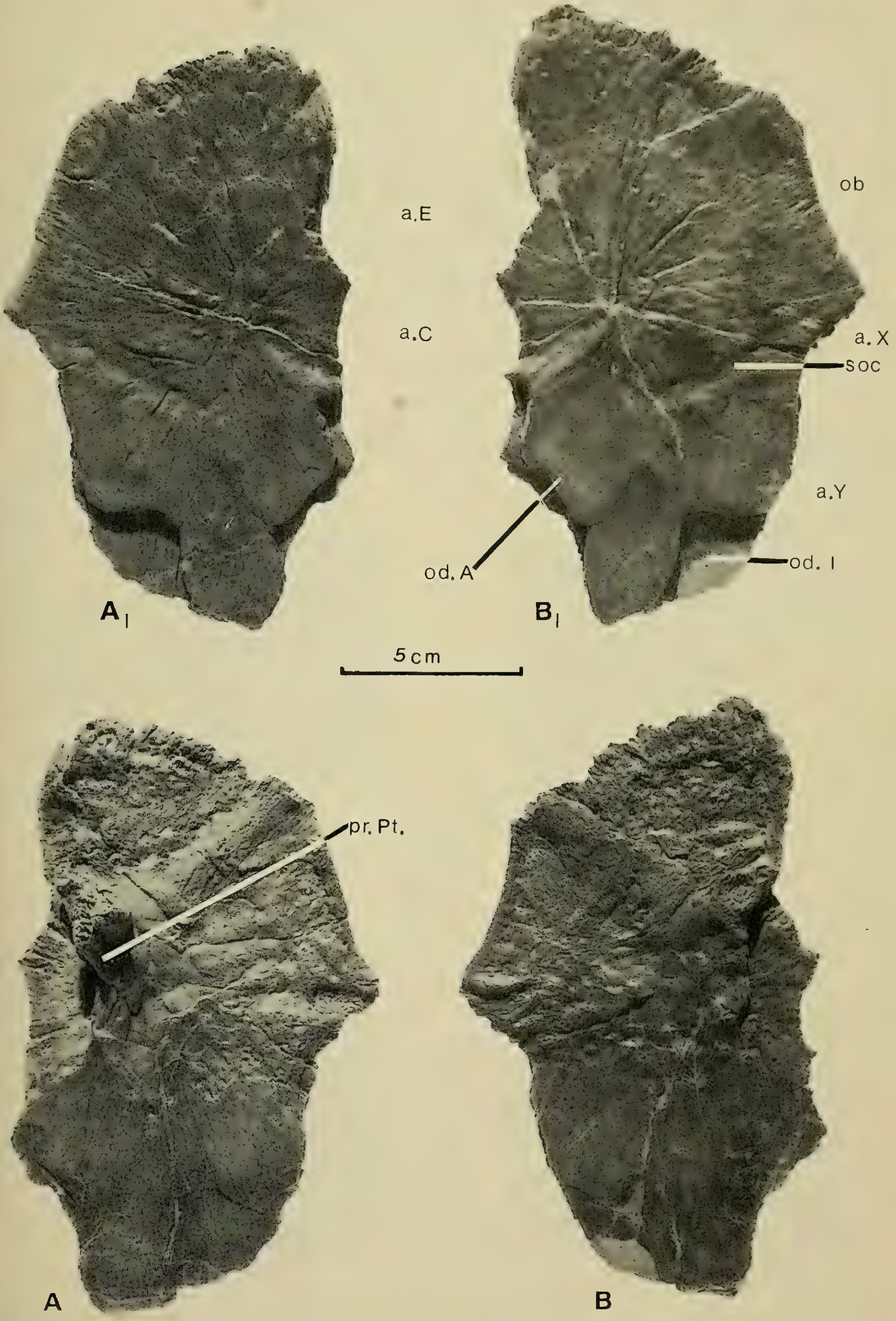
Anterolateral reicht eine schmale, vom Y-Knochen überlappte Fläche (od.Y) über den Umriß der Knochenoberfläche hinaus. Der Y-Knochen über- und unterlagert den I-Knochen. Die laterale Unterlagerungsfläche ist durch eine Grenze in einen vorderen Abschnitt für den Y-Knochen (ul.Y) und einen hinteren Abschnitt für den Z-Knochen (ul.Z) schwach geteilt, aber deutlich durch einen Grat von der weiter anterior liegenden, von KLMN+3 unterlagerten Fläche (ul. KLMN+3) getrennt. Der mittlere Bereich der Knocheninnenseite ist glatt, im hinteren Bereich gewellt entsprechend der Aufwölbung auf der dorsalen Seite des caudalen, tiefer liegenden Abschnittes.

KLMN+3-Knochen und J-Knochen (Abb. 4): 2 vollständige, ein linker und ein rechter KLMN+3-Knochen und der Teil eines linken liegen vor. Es sind langgestreckte Knochen, etwa doppelt so lang wie breit; nur in der Mitte sind diese Knochen etwas breiter mit laterad und mediad vorspringenden Ecken. Die Oberfläche des Knochens ist leicht wellig. Medial zum Knochenzentrum liegt eine schwache Vertiefung, die caudal von einer steil ansteigenden Erhebung begrenzt wird. Als schwache Furche verläuft der Supraorbitalkanal (soc) schräg mediad von kurz hinter der lateralen Ecke und biegt rostrad um, bevor er das Knochenzentrum überquert und sich laterorostrad fortsetzt.

Das vordere Drittel der lateralen Begrenzung des KLMN+3-Knochens ist glatt und allmählich nach lateral abgeschrägt; dies ist die dorsale Begrenzung der Orbita (ob). Dahinter springt die laterale Begrenzung medial ein; sie bildet eine Bucht für die Anlagerung des X-Knochens (a.X). Caudad biegt die Begrenzung etwas mediad um; dieser Bereich wird als Anlagerungsbereich eines Y-Knochens (a.Y) gedeutet. — Die vorderen 2/5 der medialen Begrenzung des Knochens (von der Vorderkante bis zum ersten medialen Vorsprung) nimmt der E-Knochen (a.E) ein (Abb. 7). Der E-Knochen wird rostral vom KLMN+3-Knochen überlagert, während er über die längste Erstreckung KLMN+3 überlagert und im hintersten Abschnitt anlagert. Die caudal hinter dem ersten Vorsprung folgenden 3/10 der medialen Kante von KLMN+3 werden von C überlagert (a.C). Die Kante in der vorderen Hälfte dieses

Abb. 4. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), KLMN+3-Knochen mit J-Knochen verwachsen. — A: 50940d, linkes KLMN+3; B: 50940c, rechtes KLMN+3. A_1—B_1: Außenseite; A—B: Innenseite.

a. C = Anlagerungsfläche für C; a. E = Anlagerungsfläche für E; a. X = Anlagerungsfläche für X; a. Y = Anlagerungsfläche für Y; ob = dorsale Begrenzung der Orbita; od. A (recte: od. AB) = von AB überlagerte Fläche; od. I = von I überlagerte Fläche; pr. Pt. = Fortsatz zum Pterygoid; soc = Supraorbitalkanal.


a.E
ob
a.C
a. X
soc
a.Y
od. A
od. I
A1
B1
5 cm
pr. Pt.
A
B

Abschnitts fällt wie die Kante zur Orbita allmählich ab. Es mag sein, daß diese Region nicht von einer Knochenplatte überdeckt ist, und daß der C-Knochen nicht so weit rostrad reicht, sondern nur den hinteren Abschnitt zwischen dem zweiten und dritten medialen Vorsprung einnimmt (vergleiche *Paraceratodus germaini* in Abb. 14). Da ein C-Knochen nicht gefunden wurde, ist die Frage nicht zu klären.

Der caudale Abschnitt des KLMN+3-Knochens bildet weitere Überlagerungsflächen für AB (mediocaudaler Saum vor od. A), J- und I-Knochen (od. I lateral von J). Der J-Knochen ist auf der Überlagerungsfläche mit den KLMN+3-Knochen 50940d (Abb. 4A) und 50940c (Abb. 4B) verwachsen; die Sutur zwischen beiden Knochen ist aber deutlich sichtbar. Der dritte KLMNJ+3-Knochen zeigt nur 2 breite caudale Überlagerungsflächen, eine mediocaudale für AB und eine laterocaudale für I. Dazwischen springt der Knochen caudad in der Form des J-Knochens auf den beiden

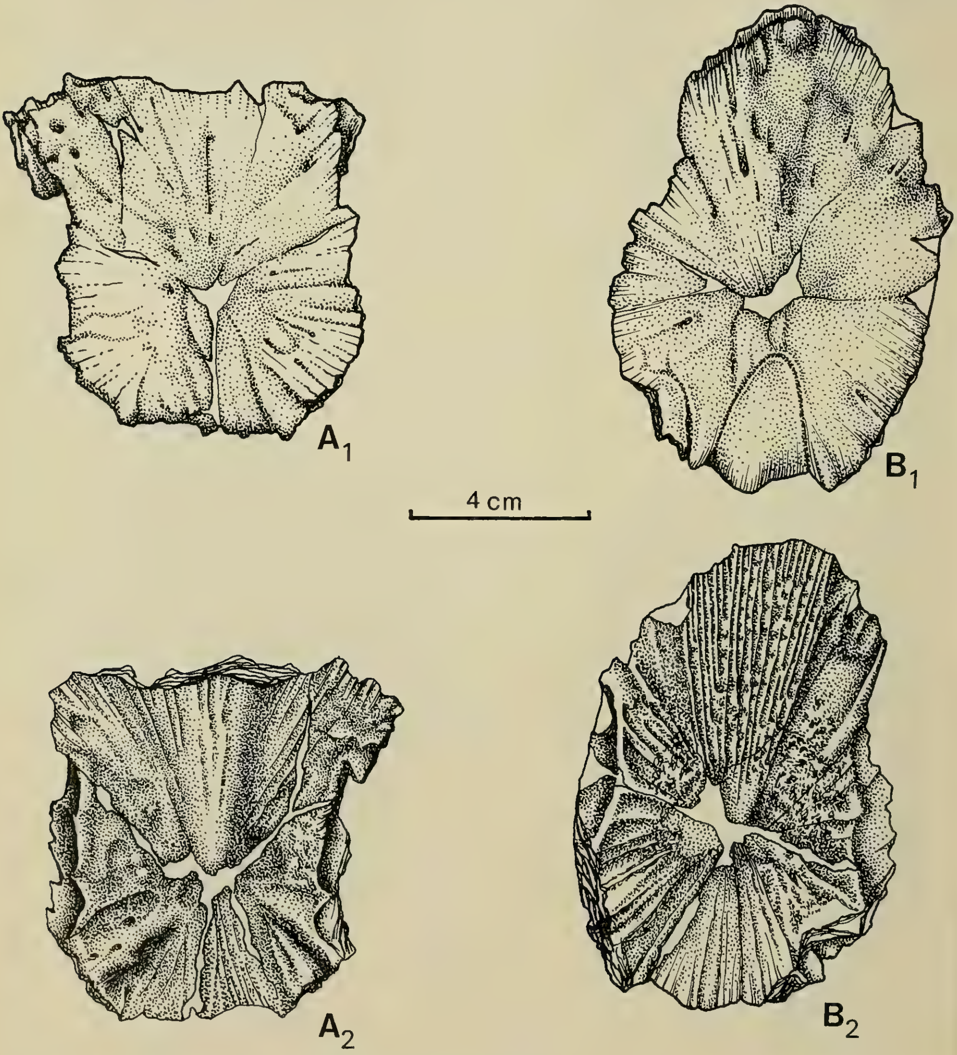


Abb. 5. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), E-Knochen. — A: 50939c; B: 50942a. A_1—B_1: Außenseite; A_2—B_2: Innenseite.

anderen KLMN+3-Knochen vor, so daß anzunehmen ist, daß hier J mit KLMN+3 zu KLMNJ+3 verwachsen ist. In einem anderen Fall (51127b, Abb. 8) ist J mit I verwachsen, die Sutur zwischen beiden Knochen ist auf der Außen- und Innenseite sichtbar.

Die Innenseite des KLMN+3-Knochens ist durch einen ventral gerichteten, anteromedial zum Knochenzentrum liegenden Fortsatz (pr.Pt.) gekennzeichnet. Ein Grat, der eine medial steile und unregelmäßige Begrenzung hat, fällt von der Einbuchtung für den C-Knochen allmählich rostrad zu dem Fortsatz ab. Rostrad steigt der Grat steil auf und setzt sich in rechtem Winkel über die Breite des Knochens bis zur anterolateralen Ecke fort. Anterior und medial dieses Grates ist die Knocheninnenseite des hier nur 4—5 mm dicken Knochens sehr rauh; ein enger Kontakt mit dem Endocranium und der knorpligen Schnauze ist anzunehmen. Für einen engen Kontakt mit der knorpligen Schnauze spricht auch die unregelmäßige Begrenzung des Vorderrandes des KLMN+3-Knochens. Der ventral gerichtete Fortsatz selbst ist sehr verschieden ausgebildet. Während er auf dem rechten KLMN+3 (Abb. 4 B) am ventralen Ende eine flache Einbuchtung zeigt, ist das Endstück des Fortsatzes des linken KLMN+3 (Abb. 4 A) sehr unregelmäßig in 2 Stufen ausgebildet. Das weist darauf hin, daß dieser Fortsatz nicht direkt mit dem des Pterygoids in Verbindung steht, sondern über eine knorplige Verbindung. Die

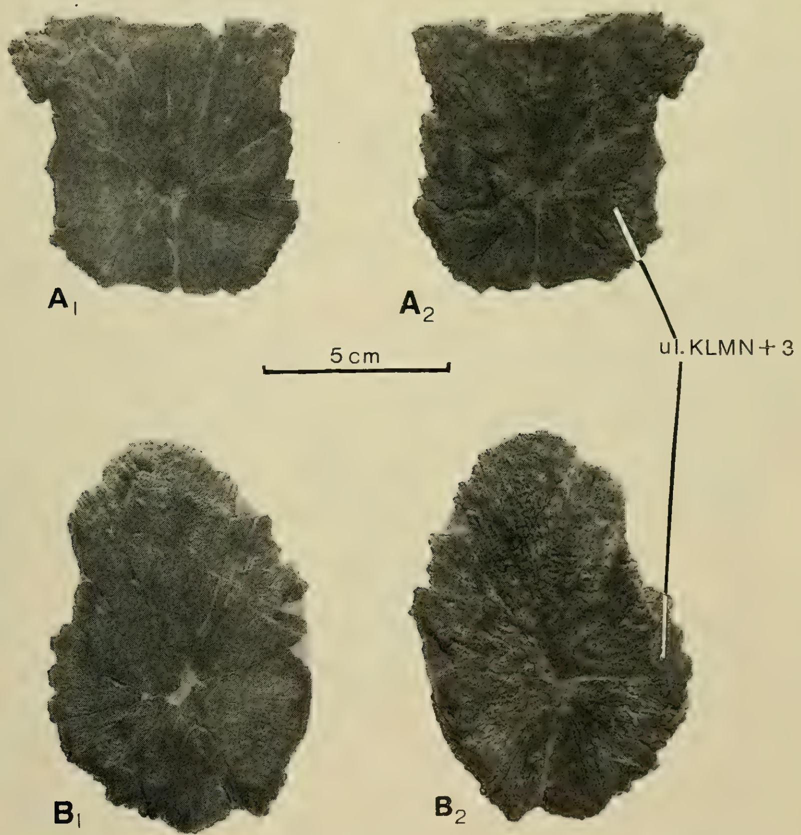


Abb. 6. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), E-Knochen. — A: 50939c; B: 50942a. A_1—B_1: Außenseite; A_2—B_2: Innenseite.
ul. KLMN+3 = von KLMN+3 unterlagerte Fläche.

Innenfläche des Knochens lateral und caudal zu dem beschriebenen Grat ist glatt, vor allem im hinteren Abschnitt. Von der hinteren Ecke der Orbitabegrenzung greift in allen 3 KLMN+3-Knochen eine etwa 2 cm tiefe, breit V-förmige Vertiefung ein.

E-Knochen (Abb. 5+6): Neben den AB-Knochen liegen zwei weitere unpaare mediane Knochen vor, die auf den ersten Blick sehr unterschiedlich aussehen. 50939c (Abb. 5A+6A) ist eine nahezu quadratische Knochenplatte, 50942a (Abb. 5B+6B) dagegen ein länglicher Knochen (größte Breite etwa 2/5 der Gesamtlänge). Diese beiden Knochen sind nur halb so dick (4 mm) wie die anderen Knochen des Schädeldaches, mit Ausnahme des rostralen Abschnitts von KLMN+3, wo dieser Knochen dem Endocranium aufliegt. Letzteres muß ebenfalls für die beiden E-Knochen gelten, da die Innenfläche hier auch so rauh ist wie die rostrale Innenfläche von KLMN+3. Rostrad vom Knochenzentrum von E verläuft auf der Innenseite eine

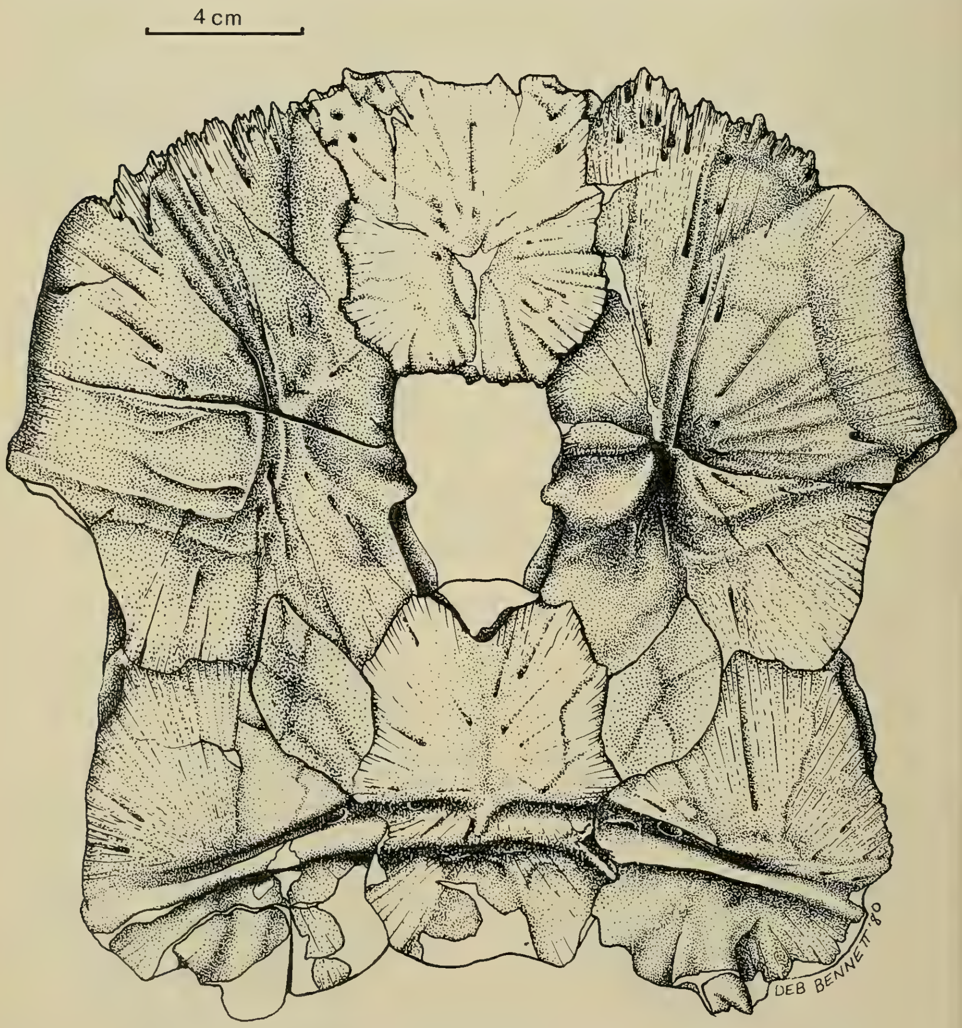


Abb. 7. *Ptychoceratodus serratus* (Ag.), Schädeldach zusammengesetzt aus 50940d (linkes KLMN+3 mit J), 50939c (E), 50940c (rechtes KLMN+3 mit J), 50939a (linkes I), 50942b (AB) und 50939b (rechtes I).

Erhebung, die in eine Vertiefung des Endocranium bzw. der knorpligen Schnauze eingreifen dürfte. Die schräg nach hinten innen abfallende vordere Kante von 50939 (Abb. $6A_2$) muß sich der knorpligen Schnauze direkt angelagert haben, während 50942a weiter rostrad verknöchert ist. Beide Knochen haben entlang beider Lateralbegrenzungen eine glatte Überlagerungsfläche (ul. KLMN+3), mit der der Knochen die vorderen 2/5 der medialen Begrenzung von KLMN+3 überlagert.

Zusammengesetztes Schädeldach (Abb. 7+8): Von den beschriebenen Knochen sind mehrere aufgrund genauester Übereinstimmung der Anlagerungs- und Überlagerungsflächen zu einem nahezu vollständigen Schädeldach (Abb. 7) und einem hinteren Abschnitt eines zweiten Schädeldaches (Abb. 8) zusammensetzbar.

6 Knochen passen zusammen zu einem nahezu vollständigen Schädeldach. Der E-Knochen 50939c verzahnt sich lateral sowohl mit dem rechten KLMN+3-Knochen 50940d als auch mit dem linken 50940c. Dasselbe gilt für die hinteren Knochen AB, rechtes und linkes I in Beziehung zu den KLMN+3-Knochen. Die im Vergleich zu den hinteren Knochen und zu E relativ großen KLMN+3-Knochen dominieren am Schädeldach. Ein C-Knochen, der den gesamten freien Raum zwischen E und AB oder nur die hintere Hälfte einnimmt, ist nicht erhalten. Der E-Knochen 50939c schließt mit dem Rostralrand der KLMN+3-Knochen ab, der zweite E-Knochen reicht in gleicher Position weiter rostrad (siehe Rekonstruktion *P. serratus* in Abb. 15).

Die 3 Knochen 51127a, b und 51129 bilden zusammen den hinteren Abschnitt eines zweiten Schädeldaches. Eindeutig ist die Verzahnung von 51127b mit 51129; J verwachsen mit I greift in die mittlere laterale Einbuchtung von AB. Dagegen berühren 51127a und 51129 einander nur an einer sehr begrenzten Strecke. Auf diesem Schädeldach verläuft die hintere Kommissur gerade und nicht in einem Bogen nach vorne wie auf dem anderen Schädeldach.

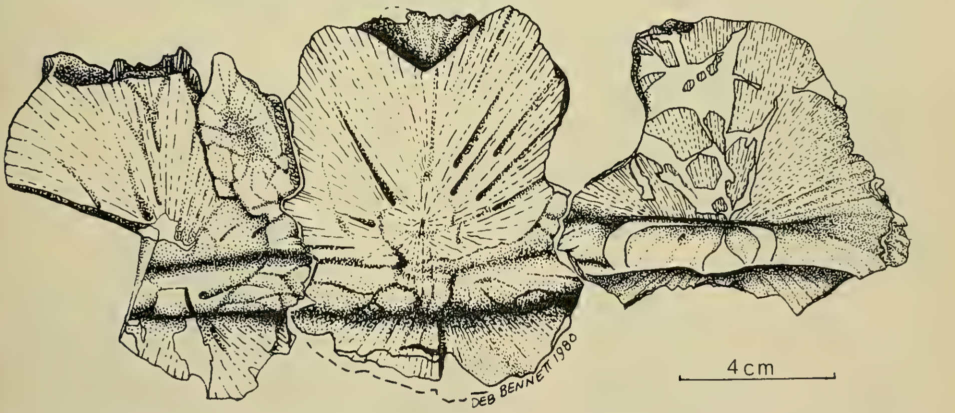


Abb. 8. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), hinterer Abschnitt eines zweiten Schädeldaches aus 51127b (linkes I mit J), 51129 (AB) und 51127a (rechtes I).

Zahntragende Knochen und Bezahnung

Hier sollen nur die Knochen eingehend beschrieben werden, die Zahnplatten tragen. Die Zahnplatten selbst werden von M. MARTIN behandelt.

Pterygoid (Abb. 9A, 10A): Das rechte Pterygoid 50940a gehört zu dem nahezu vollständig rekonstruierbaren Schädeldach. Das Pterygoid stützt die dorsale Zahnplatte gegen das Schädeldach ab. Ein kräftiger Fortsatz (pr. KLMN+3) reicht dorsad

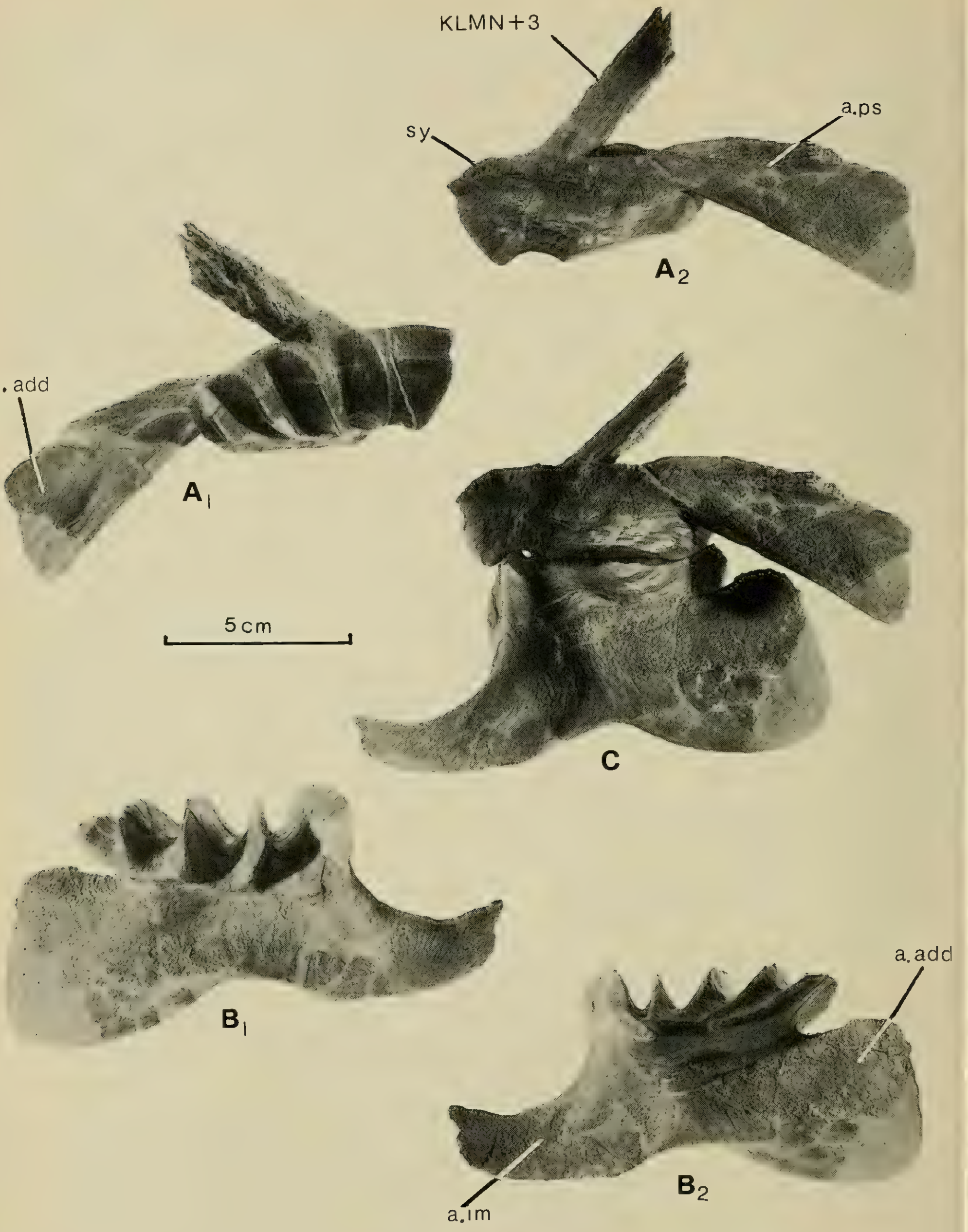


Abb. 9. *Ptychoceratodus serratus* (Ag.), Bezahnung. — A: 50940a, rechtes Pterygoid; A_1: von lateral, A_2: von lingual. B: 50940b, rechtes Präartikulare; B_1: von lateral, B_2: von lingual. C: rechtes Pterygoid und rechtes Präartikulare in Okklusion, von lingual. a. add = Anheftungsfläche des Adduktormuskels; a. im = Anheftungsfläche des Intermandibularmuskels; a. ps = Anlagerungskante des Parasphenoids; KLMN+3 (recte: pr. KLMN+3) = Fortsatz zum KLMN+3; sy = Symphyse der Pterygoide.

zu dem ihm entsprechenden Fortsatz des KLMN+3-Knochens. Die posterolaterale Fläche des Pterygoidfortsatzes ist über die gesamte Erstreckung des Fortsatzes rauh und tief gefurcht. Da der Fortsatz des KLMN+3-Knochens keine Kontaktfläche hat, die so lang ist wie die Kontaktfläche des Pterygoidfortsatzes, ist eine knorplige Verbindung zwischen beiden Fortsätzen anzunehmen, so daß eine gewisse „Federung“ der Pterygoidzahnplatte gegeben ist, d.h. keine starre Verbindung zum Schädeldach.

Nur eine schmale Kante (⅕ der Gesamthöhe Pterygoid + Zahnplatte) parallel zum Vorderrand der Zahnplatte bildet den symphysealen Kontakt (sy) zum gegenüberliegenden Pterygoid. Dahinter folgt eine 1½ mal so lange Kante für die Anlagerung des Parasphenoids.

Die Zahnplatte des Pterygoids besitzt 5 scharfe, hohe Kämme und einen flacheren letzten Kamm. Der erste Kamm greift vor den ersten der Präartikularzahnplatte und der letzte hinter den letzten der Präartikularplatte; die dazwischenliegenden greifen in die Furchen der Präartikularzahnplatte. Die posterolinguale Begrenzung weist eine lange Okklusionsfläche auf, die bei Okklusion der Zahnplatte nicht bedeckt ist. Die Bildung dieser Okklusionsfläche ist unklar.

Präartikulare (Abb. 9B, 10B): In engem Okklusionskontakt mit dem rechten Pterygoid 50940a steht das rechte Präartikulare 50940b; es gehört ebenfalls zum Exemplar des zusammengesetzten Schädeldaches. Das Präartikulare ist eine vertikale Knochenplatte, die, in der Mitte verbreitert, die Zahnplatte trägt. Es besitzt einen niedrigen Abschnitt vor der Zahnplatte und einen hinteren, doppelt so hohen Abschnitt. Direkt unter der Mitte der Zahnplatte ist der Ventralrand nach dorsal eingebuchtet, und vor dieser Einbuchtung erhebt sich auf der lingualen Seite ein schwacher vertikaler Steg (Abb. 9B_2), der die Ansatzfläche der Adductormuskulatur (a.add) in der oberen Hälfte des hinteren Abschnitts von der Ansatzfläche der Intermandibularmuskulatur (a. im) im vorderen Abschnitt trennt. — Die labiale Seite des Präartikulare (Abb. 9B_1) zeigt eine schwache, von der Zahnplatte überdachte Vertiefung, die bis vor die Zahnplatte reicht. Es ist die Anlagerungsregion des Meckelschen Knorpels; der vordere Abschnitt liegt vermutlich dem Angulare direkt an.

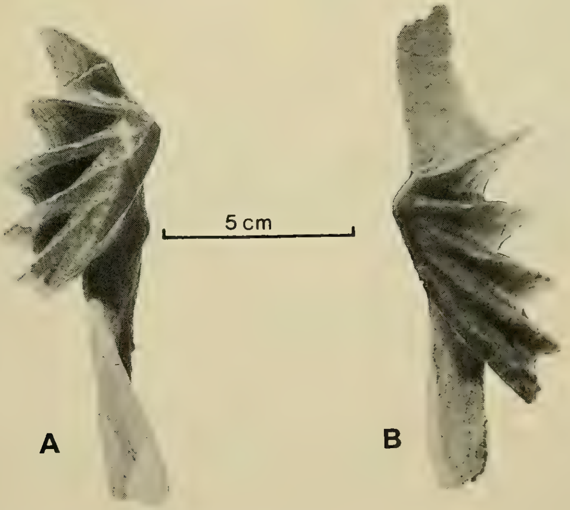


Abb. 10. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), Bezahnung. — A: 50940a, rechtes Pterygoid, von ventral; B. 50940b, rechtes Präartikulare, von dorsal.

Die Zahnplatte besitzt 4 scharfe Kämme und einen letzten flacheren Kamm, die durch tiefe Furchen getrennt sind. An der dorsalen Vorderkante des ersten Kammes sind 2 gegeneinander abgewinkelte Okklusionsflächen ausgebildet. Die laterale entsteht durch Kontakt mit der Innenseite des ersten Kammes der Pterygoidzahnplatte, während für die mediale bei Okklusion der beiden Zahnplatten kein Kontakt mit der Pterygoidzahnplatte besteht. Bei *Neoceratodus* zeigt der erste Kamm der Präartikularzahnplatte nur eine lange Abnutzungsfläche als Kontaktfläche mit dem ersten Kamm der Pterygoidzahnplatte.

Vomer (Abb. 11): 3 Vomeres liegen vor; 50939 (Abb. 11A) kann nach den Fundumständen zu dem zusammensetzbaren Schädeldach gehören, 50938 stammt aus derselben Schicht, ist aber kleiner, und 50937 (Abb. 11B) wurde in einem tieferen Niveau gefunden. Obwohl *Ceratodus*-Zahnplatten relativ häufig gefunden wurden, waren Vomeres sehr selten (das gilt nicht nur für Kupferzell-Bauersbach, sondern ganz allgemein für die Trias). Das mag in vielen Fällen an Verwechslungen liegen, da die Form des Zahnes entfernt einer *Megalodon*-ähnlichen Muschel gleicht. Von einem medialen „Wirbel“ steigt der Zahnkamm in einem Halbbogen auf. Anwachsstreifen ziehen vom medialen „Wirbel“ zum Zahnkamm, die älteren vertikal bis schräg, die jüngsten horizontal, parallel zur Vomerbasis. Der Zahn sitzt einer Knochenbasis auf, die medial anteriad und lateral posteriad verbreitert ist. — 50939 und 50938 sind im Vergleich zu 50937 niedrig. 50937 ähnelt einer „Zipfelmütze“; die Pulpahöhle ist offen, da die Knochenbasis fehlt.

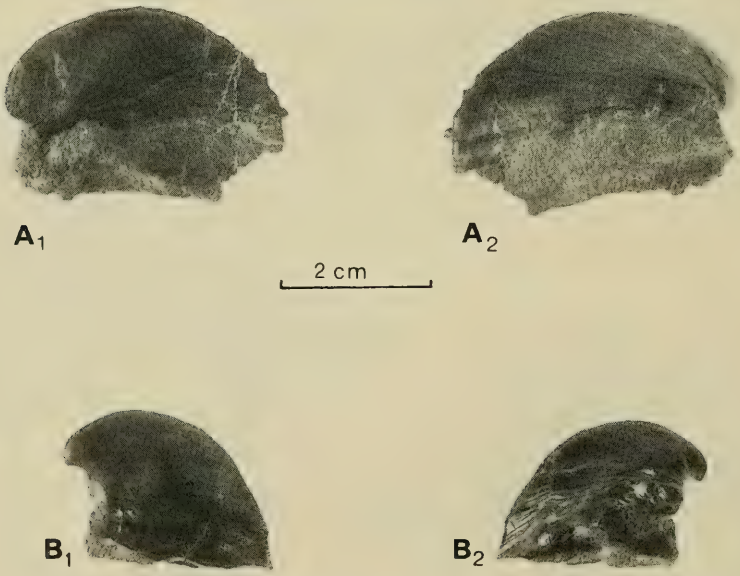


Abb. 11. *Ptychoceratodus serratus* (AG.), rechte Vomeres. — A: 50939; B: 50937. A_1—B_1: von anterior; A_2—B_2: von posterior.

Unterkiefer

Neben dem Präartikulare liegt der langgestreckte äußere Deckknochen des Unterkiefers vor (50941), das sogenannte „Angulare“, das die Position verschiedener Knochen (Artikularfortsatz + hinteres Dentale + hinteres Infradentale nach SCHULTZE 1969 oder „external dermal bone of jaw composed of membraneous portions of middle and posterior oral and posterior mandibular canal bones“ = MDE nach

Jarvik 1967) im Unterkiefer devonischer Lungenfische einnimmt. Nach den Fundumständen gehört das „Angulare“ zu demselben Exemplar wie das zusammengesetzte Schädeldach.

„Angulare“ (Abb. 12A): Das „Angulare“ ist ein plattiger Knochen mit einem caudalen Abschnitt doppelt so hoch wie der rostrale Abschnitt. Von der caudalen Spitze steigt der Dorsalrand unter 45° rostrad an. An der dorsalen Ecke (Abb. 12A$_1$), wo der rostrad ansteigende hintere Abschnitt und der horizontal verlaufende Abschnitt des Dorsalrandes zusammentreffen, ist ein dreieckiges Feld von der übrigen Knochenoberfläche tiefer abgesetzt. Dies dreieckige Feld mit seinen dorsocaudad verlaufenden Riefen ist ein Teil der Ansatzfläche des Adduktormuskels (add). Ventral ist das dreieckige Feld durch den caudad verlängerten horizontalen

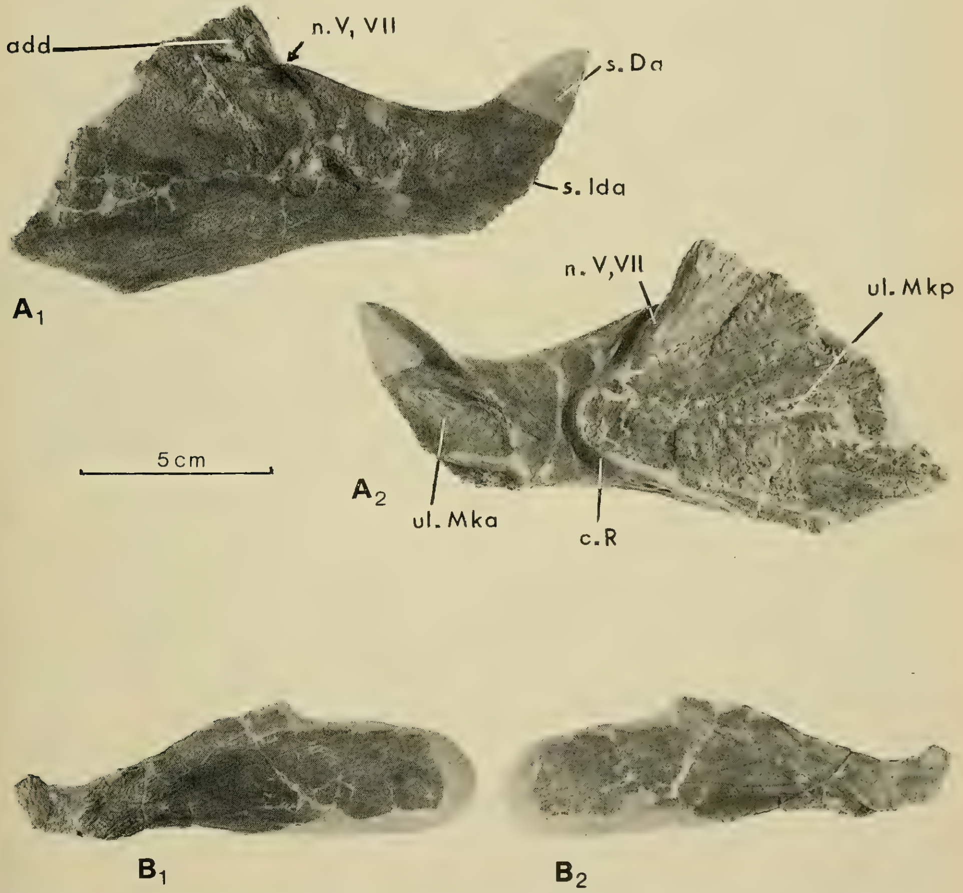


Abb. 12. *Ptychoceratodus serratus* (Ag.), A: 50941, rechtes „Angulare“, A$_1$: Außenseite, A$_2$: Innenseite; B: 50943, Knochen unsicherer Identifikation, B$_1$: Außenseite, B$_2$: Innenseite.
add = Ansatzfläche des Adduktormuskels; c. R = Passage für Lymphgefäße (Rugescher Kanal); n. V, VII = Furche für die Passage vermutlich der beiden Nervenäste Ramus mandibularis V + Ramus mentalis externus VII; s. Da = Anlagerungsgrenze des knorpligen vorderen Dentale; s. Ida = Sutur mit dem vorderen Infradentale; ul. Mka = vom vorderen Abschnitt des Meckelschen Knorpels unterlagerte Fläche; ul. Mkp = vom hinteren Abschnitt des Meckelschen Knorpels unterlagerte Fläche.

Dorsalrand begrenzt. Hinter diesem Rand verläuft eine Furche, die sich auf die Innenseite (Abb. $12A_2$: n. V, VII) verlängert. Dies mag der gemeinsame Kanal für die beiden Nervenäste Ramus mandibularis V und Ramus mentalis externus VII sein. Mit einer leichten Neigung fällt der horizontale Abschnitt des Dorsalrandes rostrad ab, um dann rostral zur Schnauze hin wieder kurz anzusteigen. Der rostrale Abschnitt läuft aber nicht in eine Spitze aus, wie es in vorliegendem Exemplar mit hellerer Masse rekonstruiert worden ist. Die erhaltene unregelmäßige Begrenzung (s. Da) ist oder ist nahezu die Begrenzung zum vorderen knorpeligen Abschnitt (= vorderes Dentale nach SCHULTZE 1969 oder dentary nach MILES 1977) des Unterkiefers. Die vordere gezähnelte, venterocaudad verlaufende Begrenzung (s. Ida) ist die Sutur zum vorderen Infradentale (SCHULTZE 1969 = postsplenial nach MILES 1977). Entlang des leicht konkaven Ventralrandes verläuft eine Rinne, die dort endet, wo der Ventralrand zur caudalen Spitze des „Angulare“ aufsteigt. Auf der Innenseite (Abb. $12A_2$) begrenzen schräg nach rostral konvergierende Kanten ein Dreieck; hier legt sich der hintere Teil des Meckelschen Knorpels (ul. Mkp) der Innenseite des „Angulare“ an. Der rostrale Abschnitt des Meckelschen Knorpels liegt der quadratischen rauhen Fläche (ul. Mka) hinter der Sutur zum vorderen Infradentale an. Zwischen den beiden rauhen Anlagerungsflächen des Meckelschen Knorpels liegt ein glatter Abschnitt, eine Passage für Lymphgefäße (Rugescher Kanal: c.R).

Knochen unsicherer Identifikation

Ein weiterer, nur unvollständig erhaltener Knochen (50943) gehört nach den Fundumständen ebenfalls zu demselben Exemplar wie das zusammengesetzte Schädeldach. Die Außenseite (Abb. $12B_1$) dieses Knochens ist ein wenig konvex gewölbt, entsprechend ist die Innenseite (Abb. $12B_2$) konkav mit einem hochragenden unteren Rand. Nur in dem schmalen linken Abschnitt (Abb. $12B_2$) sind die obere und untere Begrenzung erhalten, alle anderen Begrenzungen sind Bruchkanten. Die Erhaltung ist zu unvollständig, als daß eine Identifikation des Knochens möglich erscheint.

5. Vergleiche

Die Gattung *Ceratodus* wurde von AGASSIZ (1833—44) auf Zahnplatten begründet. Die Typusart *C. latissimus* besitzt breite, flache Zahnplatten (CHABAKOV's „Ceratodi lati“), während das vorliegende Exemplar schmale Zahnplatten mit schneidenden Kämmen besitzt, die nahezu bis zum inneren Winkel als scharfe Kämme getrennt sind (CHABAKOV's „Ceratodi excisi“). In Gestalt der Pterygoid- und Präartikularzahnplatten und in der Ausbildung der Kämme stimmt die vorliegende Form völlig mit *Ceratodus serratus* AGASSIZ 1838 (= *C. runcinatus* PLIENINGER 1844) überein. *C. serratus* ist als *C. runcinatus* zusammen mit *C. kaupi* aus dem Lettenkeuper Württembergs bekannt (SCHMIDT 1928, 1938), also aus demselben stratigraphischen Bereich wie die Fundstelle bei Kupferzell-Bauersbach. Von *C. kaupi* unterscheidet sich die vorliegende Form in der Anzahl der Kämme und deren Ausbildung nahe des inneren Winkels der Zahnplatten. Das vorliegende Material hat, wie *C. serratus,* auf der Pterygoidzahnplatte 5 scharfe und einen sechsten flachen Kamm gegenüber 5 bei *C. kaupi,* und wie *C. serratus* auf der Präartikularzahnplatte 5 Kämme gegenüber 4 bei *C. kaupi.* Die Kämme sind wie bei *C. serratus* nahezu bis zum inneren Winkel durch tiefe Furchen getrennt, während dies bei *C. kaupi* nur über etwas mehr als die halbe Distanz der Fall ist. Die artliche Zuordnung des vorliegenden Materials ist also eindeutig. Zu diskutieren ist die Gattungszuordnung.

Isolierte ceratodontide Zahnplatten aus dem Mesozoikum und dem Tertiär sind bisher immer der Gattung *Ceratodus* zugeordnet worden. Aufgrund der Zahnplatten allein ist es schwierig, verschiedene Gattungen zu begründen (siehe z.B. PEYER 1918:

72). Die gefundenen Schädeldächer haben indessen gezeigt, daß die Zahnplatten nicht oder nur beschränkt die Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen widerspiegeln. Die Unterschiede in der Zusammensetzung der Schädeldächer haben alle Autoren als ausreichend befunden, neue Gattungen zu begründen. Die bisher beschriebenen Schädeldächer sind mit Zahnplatten mit schneidenden Kämmen zusammen gefunden worden, während die Gattung *Ceratodus* auf breiten, flachen Zahnplatten (*C. latissimus*) begründet ist. Auch das vorliegende Schädeldach ist mit schneidenden Zahnplatten assoziiert und unterscheidet sich von allen bisher beschriebenen Schädeldächern. Es wird hierfür in vorliegender Arbeit der von JAEKEL (1926) für *C. runcinatus* vorgeschlagene Gattungsname *Ptychoceratodus* benutzt (Diagnose siehe S. 6). Der Gattungsname *Ceratodus* bleibt beschränkt auf Vertreter der Ceratodontiden mit breiten, flachen Zahnplatten (Typusart *Ceratodus latissimus* AGASSIZ 1838). Es mag sich später ergeben, daß auch unter den Formen mit flachen Zahnplatten — ebenso wie bei denen mit schneidenden Kämmen — mehrere Gattungen verborgen sind.

Der Gattung *Ptychoceratodus* am nächsten steht *Arganodus* MARTIN 1979 (Abb. 15). Deutliche Unterschiede bestehen darin, daß C und J bei *Ptychoceratodus* zumeist separate Knochen sind, primitive Merkmale gegenüber *Arganodus*. Bei *Arganodus* hingegen ist C mit E (oder mit AB?) verschmolzen und J mit KLMN+3. *Arganodus* hat eine höhere Anzahl an Zahnkämmen (8 auf der Pterygoidzahnplatte und 7 auf der des Präartikulare) gegenüber 5—6 bei *Ptychoceratodus*, worin letztere Gattung weiterentwickelt ist vom primitiven Zustand mit mehr Zahnkämmen.

Aus dem mittleren Stubensandstein (mittlerer Keuper, Obertrias) des Strombergs (Steinbruch im „Mutzig", NW von Ochsenbach, Württemberg) beschrieb LINCK (1963) 5 Knochenplatten eines Schädeldaches, von denen eine (Taf. 20, Fig. 3) bei der Präparation zerstört wurde. Er stellte sie zur Art *C. rectangulus* LINCK 1936. Es liegen vor¹): 2 KLMN+3-Platten, eine linke (Taf. 20, Fig. 1: anterior = unterer Bildrand, lateral = Begrenzung der Orbita am rechten Bildrand) und eine rechte (Taf. 20, Fig. 2: anterior = untere linke Bildecke, lateral = linker Bildrand), eine rechte I-Platte (Abb. 1: anterior = untere rechte Bildecke, lateral = linke, untere Bildecke), ein Knochen unbestimmbarer Postition (Taf. 20, Fig. 1) und die zerstörte E-Platte (Taf. 20, Fig. 3: anterior = oberer Bildrand). Die Deutung der zerstörten medianen Platte als E-Knochen beruht vor allem auf der gelappten Ausbildung der posterolateralen Begrenzung, die der rostrolateralen Begrenzung des KLMN+3-Knochens entspricht, so daß beide Knochen miteinander eine gezackte Naht bilden. Der E-Knochen und der KLMN+3-Knochen 19705 scheinen von Exemplaren etwa gleicher Größe zu stammen. Der rechte KLMN+3-Knochen 19706 ist in Abb. 13 verkleinert worden, um E angepaßt werden zu können. Unklar ist die Lage von I in Bezug zu KLMN+3. Wenn I so dicht an KLMN+3 heranreicht wie bei *Arganodus* und *P. serratus*, dann fehlt der Platz für einen J-Knochen oder dieser ist sehr klein. Aus dem Verlauf der medialen Begrenzung des linken KLMN+3-Knochens ist auf einen C-Knochen ähnlicher Gestalt wie bei *P. serratus* zu schließen (Abb. 15). In der Rekonstruktion (Abb. 13) ist I an KLMN+3 herangeführt worden; dadurch erhält man einen schmalen AB-Knochen mit rostraler Verbreiterung, wobei dieser Raum vom J-Knochen eingenommen sein kann. *C. rectangulus* besitzt nach der Rekonstruktion wie *P. serratus* 3 mediane Knochen (AB, C, E), im Unterschied zu *Arganodus*. J mag als isolierter Knochen auftreten oder mit I oder KLMN+3 verschmolzen sein. *C. rectangulus* gehört demnach zur Gattung *Ptychoceratodus*. Die Anzahl der Zahnkämme ist gegenüber *P. serratus* weiter reduziert (4 auf der Zahnplatte des Präartikulare

---

¹) Abgüsse der 2 KLMN+3-Platten und der rechten I-Platte hat mir Dr. WILD, Ludwigsburg, freundlicherweise zugeschickt.

und 5 auf der des Pterygoids). Im Schädeldach unterscheidet sich *P. rectangulus* von *P. serratus* durch den großen und breiten E-Knochen und den rechtwinkligen Verlauf des Supraorbitalkanals auf KLMN+3.

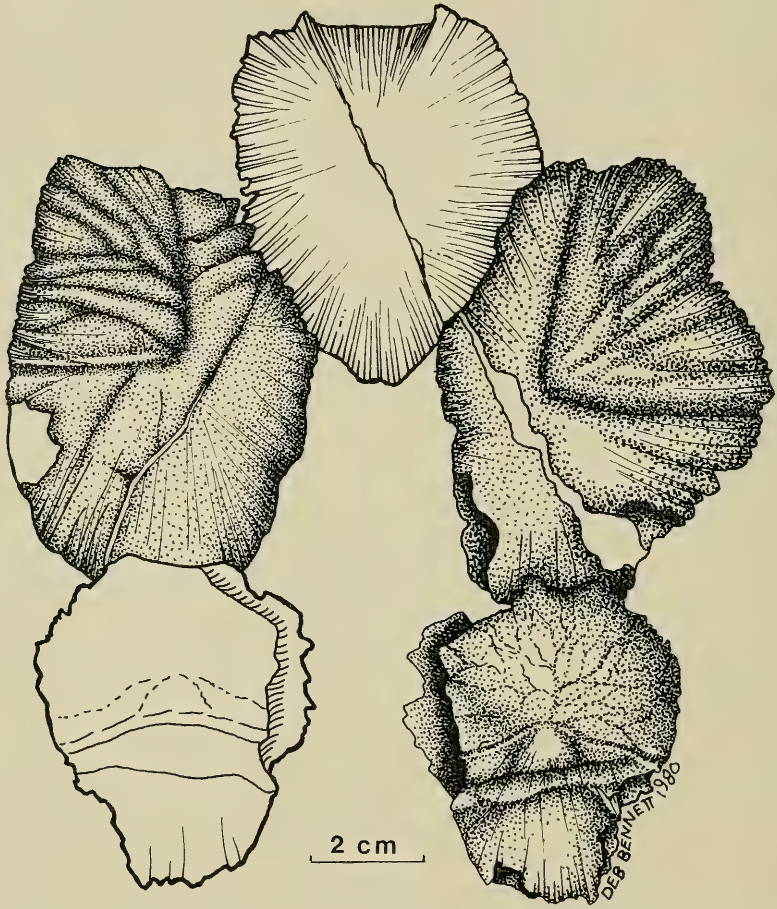


Abb. 13. *Ptychoceratodus rectangulus* (LINCK); Rekonstruktion des Schädeldaches nach Abgüssen von 19705 (linkes KLMN+3), 19706 (rechtes KLMN+3) und 19707 (rechtes I) und LINCK 1963, Taf. 20, Fig. 3 (E).

In der Stuttgarter Sammlung in Ludwigsburg liegt der Innenabdruck (Nr. 50944) eines weiteren Schädeldachknochens eines triassischen Dipnoers aus den Lehrbergschichten (Bunte Mergel, Mittlerer Keuper, Obere Trias) von Stuttgart-Sonnenberg. Dieser AB-Knochen (Abb. 14) ist viel schlanker als die AB-Knochen von *P. serratus;* die größte Breite des Knochens entspricht etwa dem Abstand vom Wachstumszentrum zum vorderen Knochenrand, d.h., daß das Wachstumszentrum weit caudal liegt. Die Gestalt dieses AB-Knochens ist so verschieden von *P. serratus,* daß ich die Form nicht als derselben Gattung zugehörig ansehe. Falls dieser Knochen den Zahnplatten von *C. concinnus* PLIENINGER 1844 zuzuordnen ist, dann ist *C. concinnus* nicht zur Gattung *Ptychoceratodus* zu rechnen.

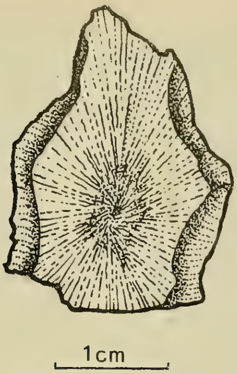


Abb. 14. *Ceratodus ?concinnus* PLIENINGER; AB-Knochen aus den Lehrbergschichten (Mittlerer Keuper, Obere Trias) der Roten Wand, Stuttgart-Sonnenberg. Abguß der als Abdruck erhaltenen Innenseite von 50944.

6. Verwandtschaftsbeziehungen triassischer Ceratodontiden

Mit immer neuen Schädelfunden triassischer ceratodontider Dipnoer wird die verschiedentlich geäußerte Annahme bestätigt, daß die *Ceratodus*-Zahnplatten nicht die Gattungsmannigfaltigkeit der Ceratodontiden wiedergeben (LINCK 1963, VOROBYEVA 1967). Im Gegensatz dazu kann angenommen werden, daß die auf Zahnplatten begründete Artenzahl zu hoch ist. Es ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß die meisten Ceratodontiden der Trias nicht direkte Vorfahren von *Neoceratodus* sind (PEYER 1918, LINCK 1963). Vielmehr gibt es innerhalb der Ceratodontiden verschiedene Entwicklungsreihen (BERTMAR 1968). Es mag sein, daß die Lepidosirenidae *Neoceratodus* näher stehen als irgendeinem anderen triassischen Ceratodontiden oder *Gnathorhiza* (MILES 1977). Auf diese Problematik wird hier nicht näher eingegangen. Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich auf die Verwandtschaftsbeziehungen der Formen mit *Ceratodus*-Zahnplatten, deren Schädeldächer bekannt sind. Ähnliche Untersuchungen hat MARTIN (1979a) angestellt.

Die triassischen Ceratodontiden setzen die Tendenz der jungpaläozoischen Formen fort, die Anzahl der Schädelknochen zu reduzieren. A und Z sind nicht mehr als Einzelknochen ausgebildet (Z noch bei *Paraceratodus* und *Beltanodus*, den stratigraphisch ältesten Ceratodontiden). C ist unpaar (Ausnahme: *Beltanodus*) oder der Platz von C ist von anterior oder posterior gelegenen Knochen eingenommen. Die Sinneskanalknochen verschmelzen zu einem Knochen YZ, der den Hauptsinneskanal trägt, und zu einem Knochen KLMN, der den Supraorbitalkanal trägt. In den Verschmelzungstendenzen kann man 3 Richtungen unterscheiden:

1. Bildung breiter Knochenserien, einer medianen und zweier lateraler, unter Einschluß von K in einen großen Knochen zwischen Orbita und medianer Knochenreihe (*Ptychoceratodus Arganodus*).
2. Verbreiterung des hinteren medianen Knochens (*Ceratodus formosus, Tellerodus*).
3. Bildung eines langgestreckten hinteren medianen Knochens und langgestreckter schmaler lateraler Knochen ohne Einschluß von K (*Neoceratodus*).

Anordnung und „Verschmelzung" der Schädeldachknochen werden hier als Ausdruck näherer Verwandtschaft der genannten Gattungen aufgefaßt. Aber schwierig ist es, die Beziehungen dieser 3 Gruppen zueinander oder zu anderen triassischen oder jungpaläozoischen Formen zu klären, da das Knochenplattenmuster nicht genügend Merkmale hergibt, um die Verwandtschaftsbeziehungen aller Gattungen durch Synapomorphien zu charakterisieren. Auch ist bei dem jetzigen Kenntnisstand einiger weniger Schädeldächer nicht sicher, ob die Anordnung der Knochenplatten einer so geringen Variabilität unterliegt wie bei *Neoceratodus.*

Verwandtschaftsbeziehungen von *Arganodus* und *Ptychoceratodus*

Abb. 15

Arganodus und *Ptychoceratodus* besitzen als gemeinsames abgeleitetes Merkmal den KLMN+3-Knochen, der J immer (*Arganodus*) oder nur individuell (*P. serratus*) einschließt. *Arganodus* ist in der Knochenreduktion weiter fortgeschritten als *Ptychoceratodus* mit 2 medianen Knochen gegenüber 3. Ein KLMN+3-Knochen ohne Einschluß von X tritt auch bei der triassischen Gattung *Microceratodus,* ein KLM-Knochen bei dem triassischen *Paraceratodus* sp. (Beltan 1968) auf. *Microceratodus* ist gegenüber *Ptychoceratodus* ursprünglicher in der Ausbildung gleichgroßer Knochen I und J. Auf dem rostralen Knochen biegt der Supraorbitalkanal rostrad um. Dieses letztere Merkmal besitzt *Microceratodus* gemeinsam mit oder parallel (so angenommen in Abb. 15, da die weiter rostral reichende Verknöcherung des rostralen Knochens bei den verschiedensten paläozoischen und jüngeren Dipnoern auftritt) zu *Paraceratodus* sp. (Beltan 1968).

Das von Beltan (1968) *Paraceratodus* zugeordnete Exemplar unterscheidet sich in mehreren Merkmalen sehr deutlich von *Paraceratodus* Lehman, Chateau, Laurain & Nauche 1959. Begründet auf diesen Unterschieden wird hier eine neue Gattung für dieses Exemplar aufgestellt:

Gattung *Beltanodus* n. g.

(*Paraceratodus.* — Beltan 1968, S. 119—121)

Typusart: *Beltanodus ambilobensis* n. sp.

Vorkommen: Eotrias, Madagaskar.

Derivatio nominis: zu Ehren von Mlle. L. Beltan, Paris, der Erstbeschreiberin des Exemplars.

Diagnose: Triassischer Dipnoer mit paarigen C-Knochen und breiten AB- und EQ-Knochen. I und J etwa gleich groß; ein KLM-Knochen; Y und Z als Einzelknochen ausgebildet.

Beltanodus ambilobensis n. sp.

1968 *Paraceratodus* sp. — Beltan 1968, S. 119—121, Abb. 44, Taf. 50.

Holotypus: Schädeldach; Institut de Paléontologie Paris, Inv. Nr. 221.

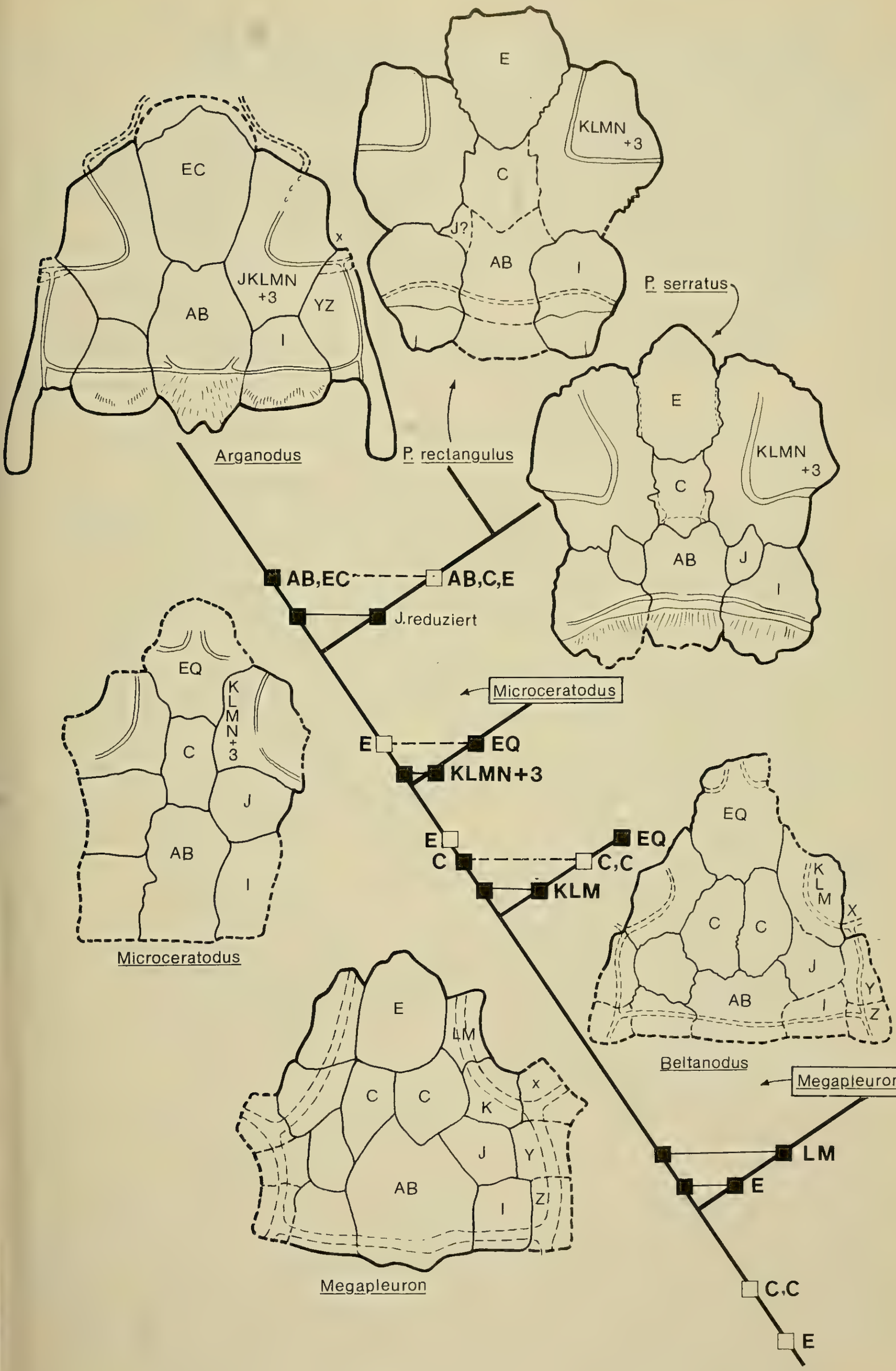
Diagnose: siehe Gattungsdiagnose.

Stratum typicum: Eotrias.

Locus typicus: Lokalität in der Nähe von Ambilobe in N-Madagaskar.

Derivatio nominis: nach Ambilobe, Ort in N-Madagaskar nahe der Fundstelle.

Abb. 15. Verwandtschaftsbeziehungen postpaläozoischer Dipnoer, I: Tendenz zur Verbreiterung der Knochenregion lateral zu C und E: *Arganodus atlantis,* Obere Trias, nach Martin 1979, Abb. 1; *Ptychoceratodus rectangulus,* Obere Trias, nach Abb. 13; *Ptychoceratodus serratus,* obere Mittlere Trias, nach Abb. 17, aber hier mit E-Knochen 50942a; *Microceratodus angolensis,* Untere Trias, nach Lehman 1966, Abb. 21 und Teixeira 1954, Taf. 3, Fig. 2; *Beltanodus ambilobensis* n. g. n. sp., Untere Trias, nach Holotypus in der Sammlung des Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; *Megapleuron zangerli,* Oberkarbon, nach Schultze 1977, Abb. 4A. Alle Schädeldächer auf gleiche rostro-caudale Länge gebracht. □ plesiomorph, ■ apomorph, ■—■ synapomorph.


EC
x
JKLMN
+3
YZ
AB
I
Arganodus
E
KLMN
+3
C
J?
AB
I
P. rectangulus
P. serratus
E
KLMN
+3
C
AB
J
I
AB,EC
AB,C,E
J.reduziert
Microceratodus
EQ
K
L
M
N
+3
C
J
AB
I
Microceratodus
E
EQ
KLMN+3
E
C
EQ
C,C
KLM
EQ
K
L
M
X
C
C
J
AB
I
Y
Z
Beltanodus
Megapleuron
E
LM
C
C
x
K
J
Y
AB
I
Z
Megapleuron
LM
E
C,C
E

Vergleiche: *Beltanodus* unterscheidet sich von allen triassischen und einigen jungpaläozoischen Dipnoern (*Sagenodus, Conchopoma*) durch das primitive Merkmal paariger C-Knochen. I und J sind gleich groß, ein weiterer Unterschied zu allen anderen triassischen Dipnoern mit Ausnahme von *Paraceratodus,* bei dem jedoch I nicht von der hinteren Kommissur überquert wird. Gegenüber *Paraceratodus* ist außerdem Z durch I von AB getrennt, KLM grenzt an C, ein normaler Kontakt zwischen AB, C und EQ ist ausgebildet, und EQ ist sehr breit. Falls die Schwanzflosse „*Ceratodus* sp." aus der Untertrias von N-Madagaskar (Dechaseaux 1949) zur gleichen Gattung gehört, unterscheidet sich *Beltanodus* von *Paraceratodus* auch in der Länge des unpaaren Flossensaumes. Er reicht bei *Paraceratodus* viel weiter

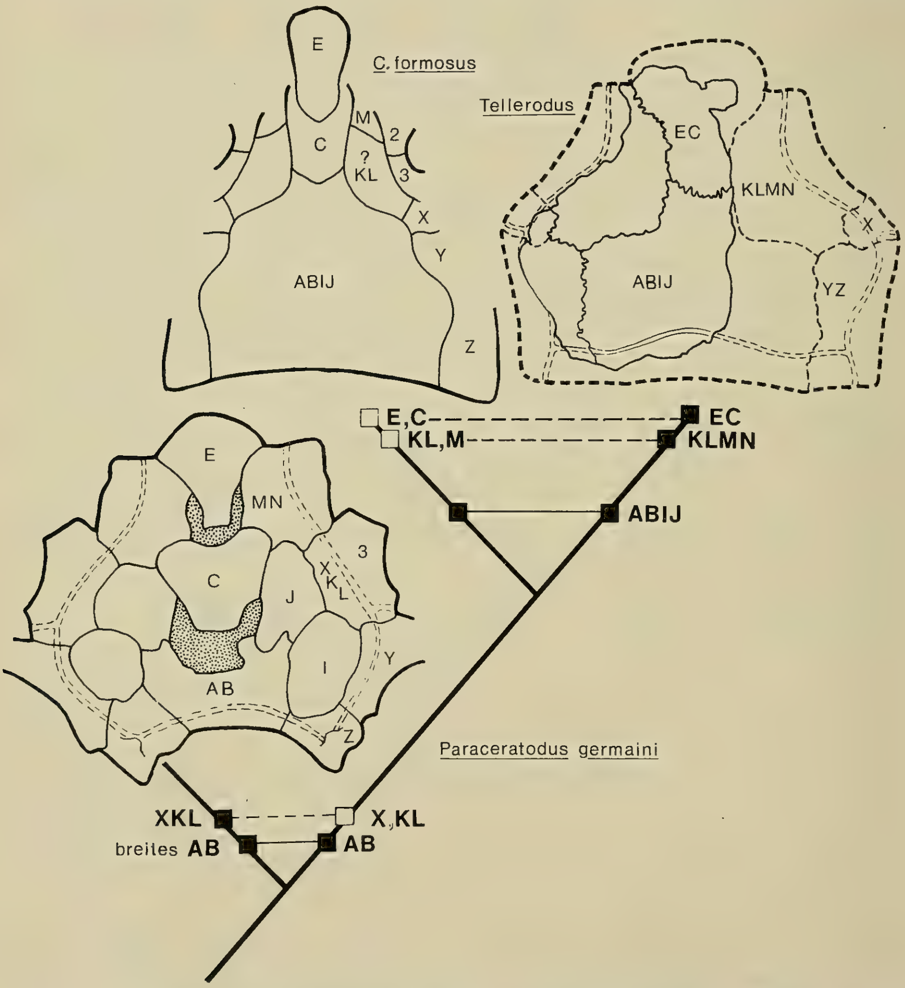


Abb. 16. Verwandtschaftsbeziehungen postpaläozoischer Dipnoer, II: Tendenz zur Verbreiterung des hinteren medianen Knochens: *Tellerodus sturii,* Obere Trias, nach einem freundlicherweise von Dr. M. Martin, Ludwigsburg, zur Verfügung gestellten Abguß; *C. formosus,* Mittlere Trias, nach White 1965, Abb. 39; *Paraceratodus germaini,* Untere Trias, nach Holotypus und weiteren Exemplaren in der Sammlung des Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Alle Schädeldächer auf gleiche rostro-caudale Länge gebracht. □ plesiomorph, ■ apomorph, ■—■ synapomorph.

anteriad, sowohl dorsal als auch ventral. Der breite AB-Knochen von *Beltanodus* ähnelt dem von *Paraceratodus* und unterscheidet *Beltanodus* auf der anderen Seite von allen anderen triassischen Ceratodontiden.

Als Synapomorphie von *Beltanodus* mit den anderen Formen in der Entwicklungsreihe zu *Arganodus* ist hier die Ausbildung von KLM (N noch nicht mit eingeschlossen) unter Ausschluß von X angenommen. *Beltanodus* hat mit den paarigen C-Knochen, gleich großen I- und J-Knochen und separatem Z eine ursprünglichere Schädeldachkonfiguration als die paläozoische Gattung *Sagenodus.* Der breite AB-Knochen, paarige C-Knochen und ein unpaarer E-Knochen sind im Karbon bei *Megapleuron* wiederzufinden, so daß diese Gattung dem Schädeldach nach von allen jungpaläozoischen Dipnoern der Entwicklungslinie zu *Arganodus* am nächsten steht. Auch das Schädeldach von *Tranodis* mit KLM-Knochen und separatem X-Knochen paßt in diese Reihe; ursprünglicher gegenüber *Megapleuron* ist bei dieser Gattung die Ausbildung paariger E-Knochen.

Verwandtschaftsbeziehungen von *Tellerodus* und *C. formosus*

Abb. 16

Die auffallende Ähnlichkeit zwischen *Tellerodus* und *C. formosus* WADE wurde von WHITE (1965: 30—31) hervorgehoben. Beide Dipnoer stammen aus der Obertrias. Sie besitzen einen breiten hinteren medianen Knochen (ABIJ). *Tellerodus* ist weiter fortgeschritten in der Knochenreduktion (EC, KLMN) als *C. formosus.* Ein breiter hinterer medianer Knochen (AB ohne Einschluß von I und J) tritt bei den triassischen Dipnoern *Paraceratodus* und *Beltanodus* auf. *Beltanodus* entspricht mit der Ausbildung von KLM ohne Einschluß von X der Gruppe um *Arganodus* und *Ptychoceratodus* während *Paraceratodus* mit dem breiten hinteren bis mittleren Schädeldach, aufgebaut aus isolierten Knochen, mehr an *C. formosus* und *Tellerodus* erinnert. Bei *Tellerodus* und *C. formosus* ist im Gegensatz zu *Paraceratodus* X von K und L getrennt. Noch weniger als zur frühtriassischen Gattung *Paraceratodus* bestehen nähere Beziehungen zu paläozoischen Dipnoern. *Tellerodus* und *C. formosus* stehen sehr isoliert da.

Verwandtschaftsbeziehungen von *Neoceratodus*

Abb. 17

Die Zusammensetzung des Schädeldaches von *Neoceratodus* mit seinen langgestreckten Knochenplatten unterscheidet sich von allen triassischen Formen, von denen das Schädeldach bekannt ist. Dies bestätigt PEYER's (1918: 73) Ergebnis, gewonnen aus dem Studium der Zahnplatten, „daß die Ceratodontiden der europäischen Trias nicht die direkten Vorfahren der noch jetzt lebenden Gattung *Epiceratodus* sind, . . .“ Ein gewisser Grad an Übereinstimmung besteht mit *Asiatoceratodus,* einer Gattung mit langgestreckten ABC-Knochen und einem XK-Knochen. Letzteres Merkmal läßt diese Schädelknochenanordnung an die jungpaläozoische Gattung *Sagenodus* anschließen.

Schwierigkeiten bei der Ableitung von *Neoceratodus* von *Asiatoceratodus* bilden die Zahnplatten. *Asiatoceratodus* hat schneidende Kämme, während *Neoceratodus* flache Zahnplatten hat. Ich stimme hier allerdings VOROBYEVA (1967) zu, daß man bei der Ableitung der Verwandtschaftsbeziehungen der Ceratodontiden nach Zahnplatten vorsichtig sein sollte, da nicht klar ist, ob sie sich adaptiv leicht verändern oder sich konservativ verhalten. Leider sind bei den vorliegenden Schädeldächern meist die Zahnplatten nicht bekannt, so daß Schädeldach- und Zahnplatten-Phylogenie einander nicht direkt gegenübergestellt werden können.

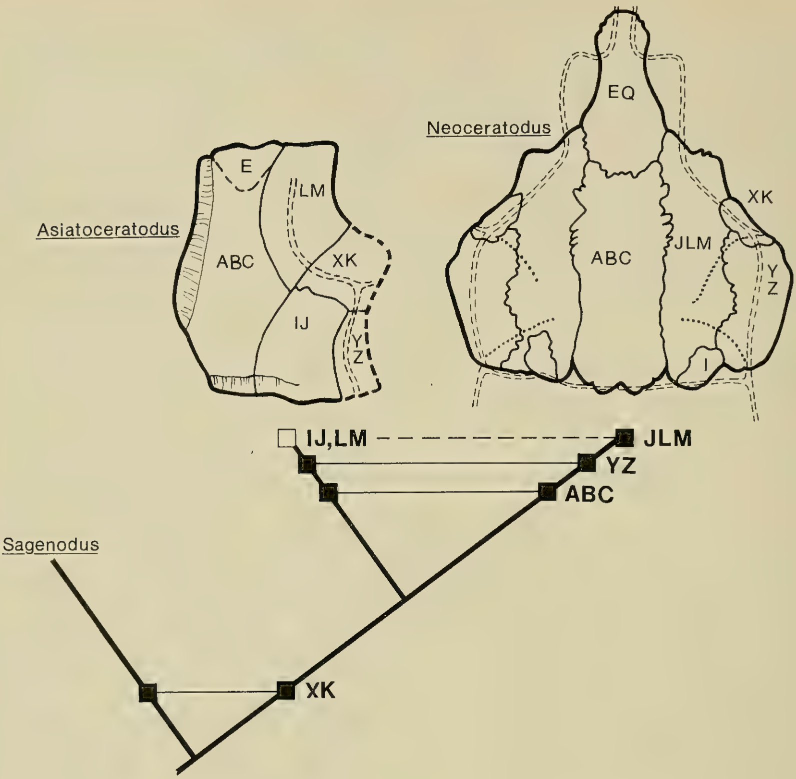


Abb. 17. Verwandtschaftsbeziehungen postpaläozoischer Dipnoer, III: Tendenz zur Streckung der Knochen in der medianen Reihe sowie in den lateralen Reihen: *Neoceratodus forsteri*, rezent, nach GOODRICH 1930, Abb. 316A, HOLMGREN & STENSIÖ 1936, Abb. 288B, und KISSELEWA 1929, Abb. 1; *Asiatoceratodus sharovi*, Untere Trias, nach Abguß vom Holotypus im Paläontologischen Museum der Akademie der Wissenschaften, Moskau. Schädel auf gleiche rostro-caudale Länge des ABC-Knochens gebracht. ☐ plesiomorph, ■ apomorph, ■—■ synapomorph.

Die Ceratodontiden haben im frühen Mesozoikum eine große Blüte erlebt. Selbst wenn man alle Unsicherheiten in der Ableitung der Verwandschaftsbeziehungen der triassischen Ceratodontiden berücksichtigt, zeigt sich, daß verschiedene Entwicklungslinien vorliegen, deren Zusammenhang hier allerdings nicht hergestellt werden konnte. Der Pterygoidfortsatz, der von MILES (1977) als Synapomorpie für alle postpaläozoischen Dipnoer angesehen wird, tritt parallel bei *Gnathorhiza* (BERMAN 1976; Fußnote MILES 1977: 305) aus dem Unterperm auf und muß auch in den hier postulierten Entwicklungslinien parallel auftreten, da er bei *Sagenodus*, *Megapleuron* und *Tranodis* nicht vorhanden ist. Charakteristisch für alle drei ausgeschiedenen Entwicklungslinien ist die Bildung des Schädeldaches aus wenigen großen Knochenplatten. Die Bildung dieser Knochenplatten ist verschieden, nur der Knochen YZ tritt parallel in allen 3 Reihen auf.

7. Literatur

Agassiz, L. (1833—44): Recherches sur les Poissons Fossiles. 1—5, mit Taf.; Neuchâtel (Petitpierre).

Alberti, F. v. (1864): Ueberblick über die Trias, mit Berücksichtigung ihres Vorkommens in den Alpen. XX + 353 S.; Stuttgart (Cotta).

Beltan, L. (1968): La faune ichthyologique de l'Eotrias du N.W. de Madagascar: le neurocrâne. — Cahiers Paléont., 1968, 135 S.; Paris (C.N.R.S.).

Berman, D. S. (1976): Cranial morphology of the Lower Permian lungfish *Gnathorhiza* (Osteichthyes: Dipnoi). — J. Paleont., 50: 1020—33, Lawrence/Kansas.

Bertmar, G. (1968): Phylogeny and Evolution in Lungfishes. — Acta Zoologica, 49: 189—201; Lund.

Beyrich, E. (1850): Ueber einige organische Reste der Lettenkohlenbildung in Thüringen. — Z. deutsch. geol Ges., 2: 153—168; Berlin.

Böklen, H. (1887): Die Gattung *Ceratodus*. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 43: 76—81; Stuttgart.

Bronn, H. G. & Roemer, F. (1850—56): Lethaea Geognostica oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-Formationen bezeichnendsten Versteinerungen. 3. Aufl., 3 Bde.; Stuttgart (Schweizerbart).

Castelnau, F. L. (1876): Mémoire sur les poissons appelés barramundi par les aborigènes du nord-est de l'Australie. — J. Zool. (Gervais), 5: 129—136; Paris.

Dechaseaux, C. (1949): Paléontologie de Madagascar XXVII. — Contribution à l'étude du genre *Ceratodus*. Les *Ceratodus* de Madagascar. — Ann. Paléont., 35: 75—86; Paris.

Deecke, W. (1926): Pisces triadici. — Fossilium Catalogus, I: Animalia. Pars 33, 201 S.; Berlin (Junk).

Chabakov, A. V. (1932): Description des restes de Ceratodontidae, trouvés dans les calcaires triasiques du Mont Bogdo. — Trav. Inst. Paléont., Acad. Sci. USSR, 1: 45—55; Moskau.

Engel, T. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. Anleitung zum Erkennen der Schichten und zum Sammeln der Petrefakten. 3. Aufl., 670 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Forster-Cooper, C. (1937): The Middle Devonian Fish Fauna of Achanarras. — Trans. roy. Soc. Edinburgh, 59: 223—239; Edinburgh.

Fraas, E (1910): Der Petrefaktensammler. Ein Leitfaden zum Sammeln und Bestimmen der Versteinerungen Deutschlands. IV + 276 S.; Stuttgart (Lutz).

Fritsch, A. (1888): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. 2, H. 3: Die Lurchfische, Dipnoi. Nebst Bemerkungen über silurische und devonische Lungenfische, 65—92; Prag.

Giebel, C. G. (1855): Odontographie. Vergleichende Darstellung des Zahnsystems der lebenden und fossilen Wirbelthiere. XX + 129 S.; Leipzig (Abel).

Goodrich, E. S. (1930): Studies on the structure and development of Vertebrates. XXX + 837 S.; London (MacMillan).

Günther, A. (1871): Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. — Philos. Trans., roy. Soc. London, **161**: 511—571; London.

Holmgren, N. & Stensiö, E. (1936): Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. — *In*: Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. & Lubosch, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 4: 233—500; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).

Jaekel, O. (1890): *Phaneropleuron* und *Hemictenodus* n. g. — Sitz. Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1890/1: 1—8; Berlin.

— (1926): Zur Morphogenie der Gebisse und Zähne. — Vjschr. Zahnheilkde., 1926: 217—242; Berlin.

Jarvik, E. (1967): On the structure of the lower jaw in dipnoans: with a description of an early Devonian dipnoan from Canada, *Melanognathus canadensis* gen. et sp. nov. — J. Linn. Soc. (Zool.), 47: 155—183; London.

Kisselewa, Z. N. (1929): Zur vergleichend-anatomischen Kenntniss des Skeletts der Dipnoi. — Trav. zool. Inst. Univ. Moscou, 3: 36—44; Moskau.

Krefft, G. (1870): Description of a gigantic amphibian allied to the genus *Lepidosiren* from the Wide Bay district, Queensland. — Proc. zool. Soc. London, **1870**: 221—224; London.

Lehman, J.-P. (1966): Dipnoi. — *In*: Piveteau, J. (Hrsg.): Traité de Paléontologie, **4/3**: 243—300; Paris (Masson).

— (1976): A propos de *Ceratodus sturii* Teller, 1891. — Bull. Mus. nation. d'Hist. natur., 3 sér., **375** (1975): 241—246; Paris.

Lehman, J.-P., Chateau, C., Laurain, M. & Nauche, M. (1959): Paléontologie de Madagascar. XXVII: Les Poissons de la Sakamena moyenne. — Ann. Paléont., **45**: 175—219; Paris.

Linck, O. (1936): Ein Lebensraum von *Ceratodus* im Stubensandstein des Strombergs mit *Ceratodus rectangulus* n. sp. und anderen Arten. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **92**: 45—68; Stuttgart.

— (1938): Nachtrag zu: Ein Lebensraum von *Ceratodus* im Stubensandstein des Stromberges usw. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **94**: 4—14; Stuttgart.

— (1962): Neuer Beitrag zur Kenntnis der Ceratodontiden der germanischen Trias mit *Ceratodus planasper* n. sp. aus dem Oberen Muschelkalk, *Ceratodus bovisrivi* n. sp. und anderen Arten aus dem Mittleren Keuper. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **117**: 195—209; Stuttgart.

— (1963): Schädelknochen von *Ceratodus* Agassiz aus dem Stubensandstein (Trias, Mittl. Keuper 4) Württembergs und ihre Bedeutung. — Paläont. Z., **37**: 268—276; Stuttgart.

Martin, M. (1979): Actinoptérygiens, Dipneustes et Crossoptérygiens du Trias continental Supérieur Marocain. I und II. — 121 S., 6 Taf., 75 Abb.; Diss. Univ. Paris. — [Mskr.] [1979a].

— (1979): *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux Dipneustes du Trias supériur continental marocain. — C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D., **289**: 98—92; Paris. — [1979b].

Miall, L. C. (1878): Monograph of the Sirenoid and Crossopterygian Ganoids. — Palaeontogr. Soc., **32**, 32 S.; London.

Miles, R. S. (1977): Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the groups: a study based on new species from the Devonian of Australia. — Zool. J. Linn. Soc., **61**: 1—328; London.

Peyer, B. (1918): Das Gebiß von *Ceratodus parvus* Ag. nebst Beiträgen zur Kenntnis triassischer Ceratodontiden. — Z. deutsch. geol. Ges., **69** (1917): 18—73; Berlin.

— (1925): Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Aegyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharîje-Stufe (unterstes Cenoman). 6. Die *Ceratodus*-Funde. — Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., **30**, 23 S.; München.

— (1959): Ueber die Vomerzähne von *Ceratodus parvus* und über die verschiedenen Altersstadien seiner Zahnplatten. — Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, **1959**: 148—156; Zürich.

— (1968): Comparative Odontology. XIV + 347 S.; Chicago & London (Univ. Chicago Press).

Plieninger, T. (1844). — *In*: Meyer, H. v. & Plieninger, T. (1844): Beiträge zur Paläontologie Württemberg's enthaltend die fossilen Wirbelthierreste aus den Triasgebilden mit besonderer Rücksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. 132 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Quenstedt, F. A. (1852): Handbuch der Petrefactenkunde. 792 S.; Tübingen (Laupp).

— (1883): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., VIII + 1239 S.; Tübingen (Laupp).

Schmidt, M. (1928): Die Lebewelt unserer Trias. 461 S.; Öhringen (Rau).

— (1938): Die Lebewelt unserer Trias. Nachtrag. 143 S.; Öhringen (Rau).

Schultze, H.-P. (1977): *Megapleuron zangerli.* A new dipnoan from the Pennsylvanian, Illinois. — Fieldiana, Geol., **33**: 375—396; Chicago.

Semon, R. (1901): Die Zahnentwicklung des *Ceratodus forsteri.* — Jen. Denkschr., **4** (Semon zool. Forschgsreisen, 1): 115—135; Jena.

Stromer, E. v. (1939): Der Wüstenfisch *Ceratodus* Ag. 1838 und seine meso- und känozoischen Verwandten. — N. Jb. Miner., Geol., Paläont., B, **80**: 248—263; Stuttgart.

TEIXEIRA, C. (1954): Sur un Ceratodontidé du Karroo de l'Angola. — Mem. Acad. Ciênc. Lisboa, Cl. Ciênc., 7: 55—60; Lisboa.

TELLER, Fr. (1891): Ueber den Schädel eines fossilen Dipnoërs, *Ceratodus Sturii*, nov. spec., aus den Schichten der oberen Trias der Nordalpen. — Abh. k. k. geol. Reichsanst., **15/3**: 1—39; Wien.

VOLZ, W. (1896): Neue Funde aus dem Muschelkalk Oberschlesiens. — Z. deutsch. geol. Ges., **48**: 976—982; Berlin.

VOROBYEVA, E. I. (1967): Triasovbii ceratod iz jużnoi fergany i nekotorye zamecanija o sisteme i filogenii ceratodontid (Triassic Ceratods from South Ferghana and remarks on the systematics and phylogeny of Ceratodontids). — Paleont. Zh., **1967/4**: 102—111; Moskau. — [Russisch]

VOROBYEVA, E. I. & MINIKH, M. G. (1968): Opyt primeneniya biometrii k izucheniya zubnykh plastinok ceratodontid (Experimental application of biometry to the study of ceratodontid dental plates). — Paleont. Zh., **1968/2**: 76—87; Moskau.

WADE, R. T. (1935): The Triassic fishes of Brookvale, New South Wales. XIV + 89 S.; London (Brit. Mus., Natural Hist.).

WATSON, D. M. S. & GILL, E. L. (1923): The structure of certain Palaeozoic dipnoi. — Zool. J. Linn. Soc. **35**: 163—216, London.

WHITE, E. J. (1965): The head of *Dipterus valenciennesi* Sedgwick & Murchison. — Bull brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., **11/1**, 45 S.; London.

WESTOLL, T. S. (1949): On the evolution of the dipnoi. — *In*: JEPSEN, G. K., SIMPSON, G. G. & MAYR, E. (Hrsg.): Genetics, Paleontology and Evolution, S. 121—184; Princeton/N. J. (Princeton Univ. Press).

WILD, R. (1978): Die Saurier von Kupferzell-Bauersbach. Vorläufige Ergebnisse der Fossilgrabung beim Autobahnbau. — Württembergisch Franken, **62**: 1—16; Schwäbisch Hall.

WOODWARD, A. S. (1890): The Fossil Fishes of the Hawkesbury Series at Gosford. — Mem. geol. Surv. N. S. Wales, Palaeont., No. 4, XIII + 57 S.; Sydney.

— (1891): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. Part II. XLIV + 576 S.; London (Brit. Mus., Natur. Hist.).

ZITTEL, K. A. (1886): Ueber *Ceratodus*. — Sitzber. kgl. bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., **1886/2**: 253—261; München.

— (1887—1890): Handbuch der Paläontologie. I. Abth. Palaeozoologie. III. Bd. Vertebrata. XII + 900 S.; München & Leipzig (Oldenbourg).

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Hans-Peter Schultze, Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence/Kansas 66045, USA.

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 71	17 S.	Stuttgart, 15. 1. 1981

Pseudoskorpione (Cheliferidae) phoretisch auf Käfern (Platypodidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Pseudoscorpionidea und Coleoptera)

Pseudoscorpions (Cheliferidae) Phoretic on Beetles (Platypodidae) from Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Pseudoscorpionidea and Coleoptera)

Von Wolfgang Schawaller[1]), Ludwigsburg

S... MAY 14 1982 LIBRARIES

Mit 21 Abbildungen

Summary

Two pseudoscorpions (Cheliferidae: ?*Parawithius* sp.) from the Dominican amber (Oligocene, Dominican Republic) phoretic on beetles (Platypodidae: *Mitosoma rhinoceroide* n. sp.) are documented. This is the first proof of phoresy in the Tertiary of the western hemisphere. Moreover these specimens are the first records of the families Cheliferidae and Platypodidae in the Dominican amber.

By „hitchhiking" with a beetle, the pseudoscorpions are able to colonize a new tree and by this to enlarge their area of distribution.

One piece of amber contains several Platypodidae and allows a specific correlation of the sexually dimorphic ♂♂ and ♀♀. From the morphology it is directly concluded, that already in the Tertiary a complicate biology with construction of tubes in trees and transfer of fungi have been developped.

Zusammenfassung

Zwei Pseudoskorpione (Cheliferidae: ?*Parawithius* sp.) aus Dominikanischem Bernstein (Oligozän, Dominikanische Republik) phoretisch auf Käfern (Platypodidae: *Mitosoma rhinoceroide* n. sp.) werden dokumentiert. Damit wird zum ersten Mal Phoresie für das Tertiär der westlichen Hemisphäre nachgewiesen. Zugleich handelt es sich um Erstnachweise der Familien Cheliferidae und Platypodidae in Dominikanischem Bernstein.

---

[1]) Bernstein-Arachnida Nr. 6. — Nr. 5: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 63, 1—19 (1980). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Durch die „Taxifahrt“ mit Käfern gelang es den Pseudoskorpionen, einen neuen Baum zu besiedeln und damit ihr Verbreitungsareal zu vergrößern.

Ein Bernsteinstück enthält mehrere Platypodiden und erlaubt eine artspezifische Zuordnung der sexualdimorphen ♂♂ und ♀♀. Aus der Morphologie läßt sich direkt schließen, daß bereits im Tertiär eine komplizierte Biologie mit Röhrenbau in Bäumen und Übertragung von Pilzen entwickelt war.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Phoresie bei Pseudoskorpionen im Baltischen Bernstein 3
3. Phoresie bei Pseudoskorpionen im Dominikanischen Bernstein 3
4. Die transportierten Pseudoskorpione (? *Parawithius* sp.) 5
   4.1. Beschreibung 5
   4.2. Beziehungen 9
5. Die transportierenden Käfer (*Mitosoma rhinoceroide* n. sp.) 10
   5.1. Beschreibung 10
   5.2. Beziehungen 14
   5.3. Biologie 15
6. Literatur 16

1. Einleitung

Phoretisches Verhalten bei Pseudoskorpionen ist heute weit verbreitet; in zahlreichen Einzelarbeiten ist darüber berichtet worden (Übersichten in Beier 1948, Muchmore 1971, Vachon 1940). Phoresie ist eine Vergesellschaftung zweier Arten unterschiedlichster Gruppen, bei der sich die kleinere (z. B. Pseudoskorpion, Milbe) an der zweiten, relativ größeren Art (z. B. Insekt, Weberknecht, Kleinsäuger) festklammert und sich auf diese Weise transportieren läßt. In den vorliegenden Fällen handelt es sich um eine Phoresie zwischen Pseudoskorpionen und Käfern. Noch ist nicht untersucht, ob die Pseudoskorpione aktiv auf den Transportwirt „aufsteigen“ oder ob sie zufällig beim unkontrollierten Greifen nach großer Beute passiv mitgerissen werden. Das hier behandelte Fossil Do-718-K-1, das sich mit beiden Pedipalpen an beiden Hinterfüßen eines Käfers festhält, spricht eher für ein gezieltes Greifen. Auch die manchmal rezent vorliegenden Massenansammlungen von Pseudoskorpionen z. B. unter den Flügeldecken größerer Käfer oder im Fell von Kleinsäugern sind ein Indiz für gezieltes Greifen.

Ein solches phoretisches Verhalten ist nicht nur rezent in allen Erdteilen verbreitet, sondern war auch im Tertiär ausgeprägt. Direkte Beweise dafür liefer- ten bereits Inklusen des Baltischen Bernsteins (Aufstellung in Kap. 2). In vorliegender Arbeit wird nun erstmals Phoresie bei Pseudoskorpionen im Dominikanischen Bernstein und damit aus einem anderen geographischen Raum zur Zeit des Tertiärs genauer untersucht. An zwei Stücken der Stuttgarter Bernsteinsammlung, wovon eines bei Schlee & Glöckner (1978: 65) schon kurz Erwähnung fand, läßt sich besonders deutlich zeigen, daß viele Bernstein-Inklusen Dokumente fossilisierter „Lebens“-Gemeinschaften sind, deren Überlieferung auf andere Weise kaum möglich gewesen wäre (Schlee 1980: Farbtaf. 36).

In beiden Bernstein-Stücken sind Käfer der Familie Platypodidae das „Taxi“ für jeweils einen Pseudoskorpion; es ist zu erwarten, daß damals wie heute auch andere Tiergruppen den Transport ausüben konnten. Im Baltischen Bernstein wurde die Käferfamilie noch nicht phoretisch zusammen mit Pseudoskorpionen gefunden, und auch rezent ist diese Vergesellschaftung offensichtlich unbekannt (Schedl 1972).

Beide, Pseudoskorpione und Käfer, werden morphologisch und taxonomisch bearbeitet. Die Pseudoskorpione repräsentieren den Erstnachweis der Familie Cheliferidae; andere Familien sind aus Dominikanischem Bernstein bereits publiziert (Schawaller 1980a, 1980b). Hingegen handelt es sich bei den Platypodiden um die erste Beschreibung einer Käfer-Art aus diesem fossilen Harz. Platypodiden besitzen rezent eine hochentwickelte Biologie, die — so läßt sich aus der Inklusen-Morphologie direkt schließen — bereits im Tertiär ausgeprägt war. Im Mexikanischen Bernstein finden sich ebenfalls Kernholzkäfer (Schedl 1962); Pseudoskorpione allein oder in Phoresie sind dort hingegen noch unbekannt.

2. Phoresie bei Pseudoskorpionen im Baltischen Bernstein

Bereits Mitte des vorigen Jahrhunderts berichteten Menge (1854) sowie Koch & Berendt (1854) über phoretische Pseudoskorpione aus Baltischem Bernstein; damit war Phoresie zum ersten Mal für das Tertiär nachgewiesen. Die Transportwirte in diesen und in später gemeldeten Fällen gehören bislang drei Insekten-Ordnungen (Trichoptera, Diptera und Hymenoptera) an, die transportierten Pseudoskorpione entstammen den Familien Chernetidae und Cheliferidae. Im Einzelnen sind mir aus Baltischem Bernstein folgende Phoresie-Inklusen bekannt:

Oligochernes bachofeni Beier 1937:
    an Braconidae (Beier 1937: 308).
Pycnochelifer kleemanni (Koch & Berendt 1854):
    an Braconidae (Beier 1937: 315).
Oligochelifer berendtii (Menge 1854):
    an Ichneumonidae (Menge 1854: 20),
    an Trichoptera (Beier 1948: 446).
Chernetidae indet.:
    an Limoniidae (Schlee & Glöckner 1978: 65, Farbtaf. 15).

3. Phoresie bei Pseudoskorpionen im Dominikanischen Bernstein

In der Stuttgarter Bernsteinsammlung befinden sich zwei Inklusen des Dominikanischen Bernsteins, bei denen Pseudoskorpione phoretisch auf Käfern sitzen. In beiden Fällen handelt es sich um die gleiche Art Pseudoskorpion (Cheliferidae: ? *Parawithius* sp.) und Käfer (Platypodidae: *Mitosoma rhinoceroide* n. sp.). Mit diesen Stücken läß sich zum ersten Mal Phoresie auch für das Tertiär der westlichen Hemisphäre nachweisen und überdies zum ersten Mal eine Phoresie von Pseudoskorpionen an Käfern der Familie Platypodidae. Bei den zwei transportierenden Platypodiden handelt es sich jeweils um junge ♀♀ — ob dies eine Gesetzmäßigkeit ist, kann an Hand der zwei Fossilien noch nicht entschieden werden.

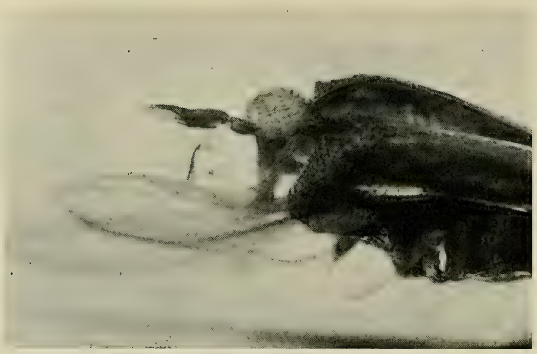


Abb. 1. ? *Parawithius* sp. phoretisch unter den Flügeldecken von *Mitosoma rhinoceroide* n. sp. (Inkluse Do-119-K-3).
Die Hautflügel des Käfers sind entfaltet, das Tier ist direkt aus dem Flug in das flüssige Harz gelangt.

Die weiblichen Käfer befanden sich im Bernsteinwald wahrscheinlich auf der Suche nach neuen Brutbäumen (vgl. Kap. 5.3.); sie ermöglichten dabei auch den festgeklammerten Pseudoskorpionen eine Besiedlung neuer Bäume. Wahrscheinlich lauerten die Pseudoskorpione direkt auf diese Transportmöglichkeit (vgl. Kap. 1). Für diese Annahme spricht, daß im Dominikanischen Bernstein Pseudoskorpione noch nicht an anderen möglichen Insekten-Transporteuren (sehr zahlreich in der Stuttgarter Bernsteinsammlung vorhanden) festgestellt werden konnten und somit eine gewisse selektive Auswahl der Transportwirte durch die Pseudoskorpione — auch wenn bislang nur zwei Phoresie-Fälle vorliegen — möglich erscheint.

Inkluse Nr. Do-119-K-3. — Der Pseudoskorpion sitzt halbverdeckt unter den gespreizten Elytren-Spitzen des Käfers und hält sich mit der linken Pedipalpen-Chela an den Hautflügeln fest; der rechte Pedipalpus ragt frei unter den Elytren hervor (Abb. 1). Die Hautflügel des Käfers sind entfaltet, der Käfer ist deshalb wohl direkt aus dem Flug in das noch flüssige Harz gelangt. Im gleichen Bernsteinstück finden sich noch weitere — allerdings unbesetzte — Platypodiden

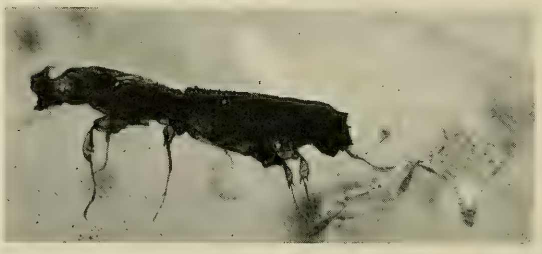


Abb. 2. ? *Parawithius* sp. phoretisch an den Hinterbeinen von *Mitosoma rhinoceroide* n. sp. (Inkluse Do-718-K-1).
Lateralansicht. Der Haarbesatz auf der Stirn des ♀-Käfers ragt wie das Horn eines Nashornes empor (Name!).

beiderlei Geschlechts. Dies ermöglicht bei den sexualdimorphen Käfern eine artspezifische Zuordnung von ♂♂ und ♀♀ (vgl. Kap. 5).

Inkluse Nr. Do-718-K-1. — Der Pseudoskorpion klammert sich mit linker und rechter Pedipalpen-Chela an beiden Hintertarsen des Käfers fest, er läßt sich auf dem Rücken liegend wie ein „Anhänger“ von der „Zugmaschine Käfer“ transportieren (Abb. 2, 3). Auch hier sind die Hautflügel des Käfers entfaltet.

4. Die transportierten Pseudoskorpione

? *Parawithius* sp.

Abb. 1—13

4.1. Beschreibung

Material: 2 Exemplare phoretisch auf *Mitosoma rhinoceroide* n. sp. (Coleoptera, Platypodidae: vgl. Kap. 5) im Dominikanischen Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abeilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-119-K-3 und Do-718-K-1.

Die Beschreibung stützt sich hauptsächlich auf die Inkluse Do-718-K-1, da bei dieser der Pseudoskorpion frei an den Beinen des Käfers hängt und von allen Seiten sichtbar ist; allerdings stören Schrumpfungs-Deformationen die Untersuchung wesentlicher Merkmale erheblich. Der Pseudoskorpion der Inkluse Do-119-K-3 sitzt halbverdeckt unter den Flügeldecken. Diejenigen Merkmale, die für einen Vergleich beider Tiere zur Verfügung stehen, sprechen für eine Konspezifität der zwei Pseudoskorpione.

Carapax (Abb. 4). — Form dreieckig, 1,3× länger als basal breit, Ecken abgerundet. Mit 2 Querfurchen, die basale etwas tiefer, der Abstand zwischen beiden etwa 2× so breit wie der Abstand zwischen basaler Furche und Carapax-Hinterrand. Oberfläche granuliert und zusätzlich mit gröberen Körnern. Borsten kurz, distal verbreitert und gezähnt. Carapax-Vorderrand mit schwacher und kurzer Medianfurche, mit 4 auffällig kräftigen, gezähnten Teminalborsten. Augen oder Augenflecken (durch die Harzeinbettung?) nicht sichtbar.

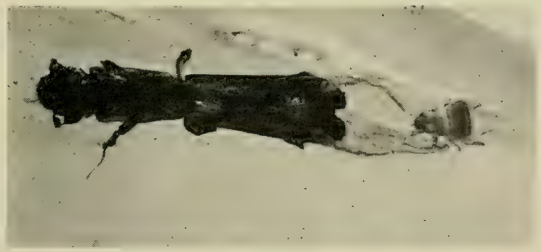


Abb. 3. ? *Parawithius* sp. phoretisch an den Hinterbeinen von *Mitosoma rhinoceroide* n. sp. (Inkluse Do-718-K-1).
Käfer von ventral, Pseudoskorpion von dorsal. Der Pseudoskorpion greift mit beiden Pedipalpen nach den Hintertarsen des Käfers.

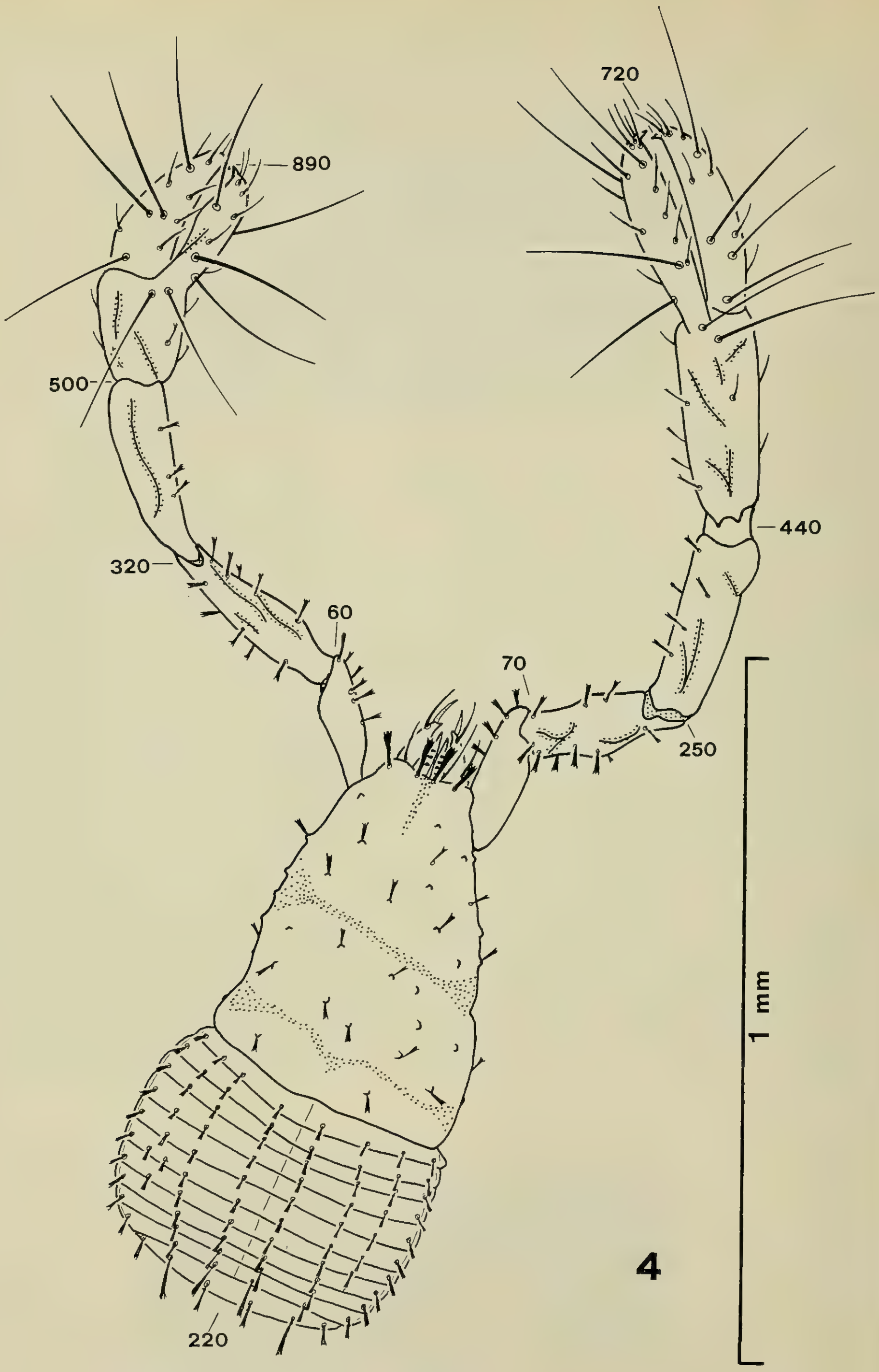

720
890
500
440
320
60
70
250
1 mm
220
4

Abb. 4. ? *Parawithius* sp. (Inkluse Do-718-K-1).
Dorsalansicht. Der Carapax ist in Planlage abgebildet, Pedipalpen und Abdomen ragen steil nach oben (Zahlen: μm Höhe über Carapax). Beine weggelassen. Besonders die Beine zeigen Schrumpfungsdeformationen, Trichobothrien-Taxie nicht komplett.

Cheliceren (Abb. 10, 11). — Das nach oben abgewinkelte Abdomen und die nach unten hängenden Beine verbieten ein näheres Heranschleifen an die Cheliceren, so daß Details (Galea-Struktur, Lamellenzahl der Serrula exterior, Zahl der Flagellum-Borsten) leider nicht festgestellt werden können. Chaetotaxie durch den überragenden Carapax nicht feststellbar, eine Ausnahme bildet die distale Insertion von *GS* (Abb. 10).

Pedipalpen (Abb. 4—8). — Borsten auf Trochanter, Femur, Tibia und basalem Teil der Chela distal verbreitert und gezähnt wie auf dem Carapax, nur im distalen Chela-Teil Borsten spitz. Femur etwa 4,6× länger als breit. Tibia 2× länger als breit, die größte Breite liegt etwa in der Mitte. Finger so lang (Inkluse Do-119-K-3) bzw. 0,8× so lang (Inkluse Do-718-K-1) wie die Hand. Trichobothrien-Taxie siehe Abb. 8; die Trichobothrien konnten nicht vollständig dokumentiert werden: wahrscheinlich sind einige abgebrochen, und die Areolen sind wegen der Lagebeziehungen und Schrumpfungen nicht sichtbar; *st* nahe an *sb* gerückt. Fester Finger mit etwa 25, beweglicher Finger mit etwa 30 gleichgroßen Marginalzähnen; Bezahnung vorhanden am festen Finger in den distalen 2 Dritteln, am beweglichen Finger in den distalen 3 Vierteln des jeweiligen Fingers (nur Inkluse Do-718-K-1, Inkluse Do-119-K-3 diesbezüglich nicht überprüfbar). Beide Finger ohne Nebenzähne und mit je einem Giftzahn.

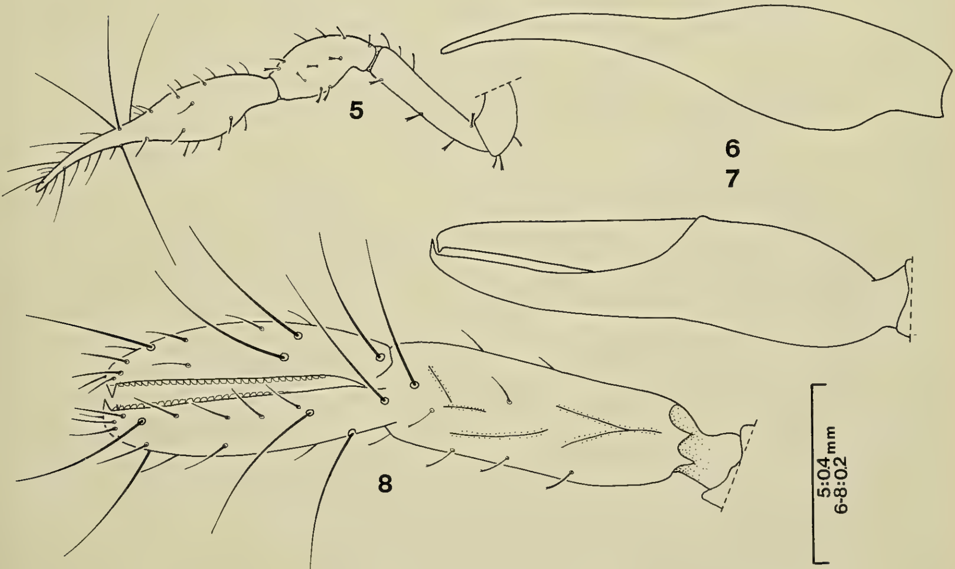


Abb. 5—8. ? *Parawithius* sp.
5: Pedipalpus (Do-119-K-3) von dorsal in Planlage; Trichobothrien-Taxie nicht komplett. — 6: Pedipalpen-Chela (Do-119-K-3) von dorsal in Planlage; Beborstung weggelassen. — 7: Pedipalpen-Chela (Do-119-K-3) von lateral in Planlage; Beborstung und Marginalzähne weggelassen. — 8: Pedipalpen-Chela (Do-718-K-1) von lateral in Planlage; Marginal- und Giftzähne; Trichobothrien-Taxie nicht komplett.

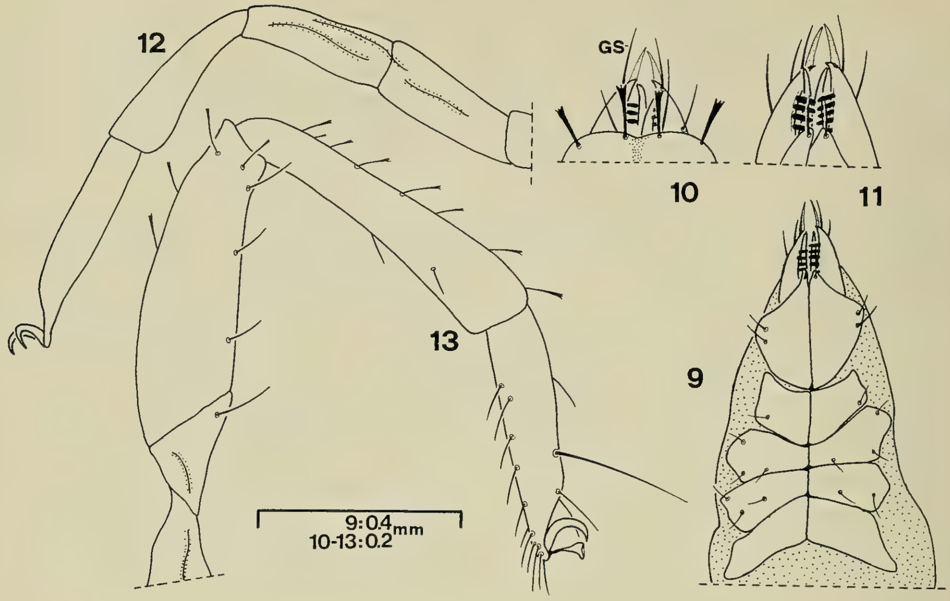


Abb. 9—13. ? *Parawithius* sp. (Inkluse Do-718-K-1).
9: Coxen; Beborstung nicht komplett. — 10: Cheliceren von dorsal; Details der Galea nicht sichtbar; 4 gezähnte Vorderrandborsten des Carapax. — 11: Cheliceren von ventral; Flagellum nicht sichtbar; Lamellen der Serrula exterior nicht komplett. — 12: Laufbein I; Beborstung weggelassen; Gelenk Femur-Patella senkrecht zur Längsachse. — 13: Laufbein IV; Krallen und Subterminalborste einfach; Tastborste am Tarsus IV (TS = 0,6).

Coxen (Abb. 9). — Nur bei der Inkluse Do-718-K-1 untersuchbar: Coxen I zusammen so breit wie die Pedipalpen-Coxa, nur etwa 0,65× so breit wie die Coxen II zusammen. Beborstung wegen der herabhängenden Beine, die ein Heranschleifen nicht gestatteten, nur unvollständig sichtbar; Taxie siehe Abb. 9.

Laufbeine (Abb. 12—13). — Laufbein I: Gelenk Femur/Patella senkrecht zur Längsachse. Femur/Patella 1,9× länger als Tibia; Tibia 1,15× länger, 1,3× breiter als Tarsus. Tarsus ohne Tastborste oder andere Modifikationen. Krallen einfach, Terminalborste einfach. — Laufbein IV: Femur/Patella 1,15× länger als Tibia; Tibia 1,4× länger, 1,1× breiter als Tarsus. Tarsus mit einer Tastborste distal der Mitte (TS = 0,6). Krallen einfach, Terminalborste einfach.

Abdomen (Abb. 4). — Tergite median geteilt, jedoch ist die Unterscheidung Sklerit—Gelenkhaut nicht an allen Segmenten sichtbar. Tergit-Chaetotaxie: 8-8-8-8-8-9-8-6-6-6-6 (Inkluse Do-719-K-1); Borsten gezähnt und am Abdomen von vorne nach hinten gleichmäßig an Länge zunehmend; auf dem Tergit XI ist die mittlere Borste auf jeder Seite verlängert, jedoch nicht spitz. Genitalstrukturen nicht erkennbar. Borsten der Sternite lang und spitz, nicht gezähnt; Sternit XI mit je 1 langen Tastborste in den Hinterwinkeln.

Maße (in µm; L: Länge, B: Breite; Do-718-K-1 / Do-119-K-3):

Pedipalpen:
Femur-L: 390/335
Femur-B: 85/65
Tibia-L: 360/245
Tibia-B: 90/120
Chela-L: 660/580
Hand-L: 310/320
Hand-B: 140/125
Finger-L.: 350/260

Carapax, mediane L: 390/345
Carapax, maximale B: 375/300
Abdomen-L: 520/435
Körper-L: 910/780

Bein I:
Femur/Patella-L: 275/?
Femur/Patella-B: 55/?
Tibia-L: 145/?
Tibia-B: 45/?
Tarsus-L: 120/?
Tarsus-B: 35/?

Bein IV:
Femur/Patella-L: 330/325
Femur/Patella-B: 100/?
Tibia-L: 285/285
Tibia-B: 60/?
Tarsus-L: 200/190
Tarsus-B: 55/?

4.2. Beziehungen

An der Zugehörigkeit der beschriebenen Pseudoskorpione zur Familie Cheliferidae ist allein wegen folgender Merkmale nicht zu zweifeln:

1. Tarsen aller Laufbeinpaare eingliedrig.
2. Cheliceren klein.
3. Beide Pedipalpen-Finger mit Giftzahn.
4. Beide Pedipalpen-Finger ohne Nebenzähne.

Über die Gattungszuordnung lassen sich leider nur Vermutungen anstellen, da viele derjenigen Merkmale, die heute in der Familie Cheliferidae als taxonomisch wichtig angesehen werden, aus verschiedenen Gründen bei beiden Inklusen nicht überprüfbar sind. Einzelheiten der Cheliceren — insbesondere die Flagellumborsten-Zahl — würden sich wegen der benötigten stärkeren Vergrößerung erst nach näherem Heranschleifen erkennen lassen. Dazu müßten jedoch alle Beine und der größte Teil des Körpers geopfert werden, worauf in diesem Fall verzichtet wird, um den seltenen Direktnachweis der Phoresie unbeschädigt zu erhalten. Die Trichobothrien-Taxie auf der Pedipalpen-Chela läßt sich nicht vollständig rekonstruieren, was zum Teil an der versteckten Lage, zum Teil an wahrscheinlich abgebrochenen Borsten und wegen Schrumpfungen und Verzerrungen an nicht sichtbaren Areolen liegt. Geschlechtskennzeichen wie Coxalsäcke der ♂, Cribriformplatten und Spermathek der ♀ können wegen der Lagebeziehungen bzw. wegen der Abdominal-Schrumpfung nicht untersucht werden. Es bleiben neue Inklusen abzuwarten, mit deren Hilfe eine definitive Gattungsdiagnose der vorliegenden zwei phoretischen Tiere möglich wäre.

Auf Grund folgender Merkmale stelle ich die Inklusen provisorisch zur südamerikanischen Gattung *Parawithius* CHAMBERLIN 1931:

1. Gelenk zwischen Femur und Patella des Laufbeines I senkrecht zur Längsachse (Abb. 12). Dieses Merkmal ist u. a. ein Charakteristikum der Unterfamilie Withiinae (CHAMBERLIN 1931/32).
2. Subterminalborsten aller Tarsen einfach, nicht gezähnt.
3. Krallen aller Tarsen einfach, nicht gezähnt oder anders modifiziert.

4. Tasthaar am Tarsus IV vorhanden, distal der Mitte (TS = 0,6).
5. Carapax an der Basis am breitesten.
6. Borsten des Körpers gekeult und distal gezähnt.
7. Tasthaar *st* nahe an *sb* gerückt.

Wegen der oben dargelegten Unsicherheiten unterbleibt hier eine Artbenennung und ebenso eine Diskussion über die Beziehungen zu Rezenten.

5. Die transportierenden Käfer

Mitosoma rhinoceroide n. sp.

Abb. 1—3, 14—21

5.1. Beschreibung

Holotypus: ♂ aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-119-K-1 (Abb. 20).

Paratypen: 1 ♂ und 3 ♀ aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatl. Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-119-K-2 (♂), Do-119-K-3 (♀ mit phoretischem Pseudoskorpion), Do-119-K-4 (♀), Do-718-K-1 (♀ mit phoretischem Pseudoskorpion). Die Paratypen Do-119-K-2/3/4 im gleichen Bernsteinstück wie der Holotypus.

Derivatio nominis: Die Art ist nach der Kopfbehaarung der ♀♀ benannt; die Haare in der tiefen Stirn-Aushöhlung bilden einen Schopf, der von der Seite betrachtet wie ein Horn des Nashornes emporragt.

Diagnose. — Erste Art der Gattung aus Dominikanischem Bernstein. Sexualdimorphe Stirn: beim ♂ gerade abfallend und gleichmäßig kurz beborstet, beim ♀ mit tiefer zweibuchtiger Aushöhlung und aufstehendem langen Haarschopf (Abb. 2, 15). Antenne vgl. Abb. 17. Elytrenabsturz sexualdimorph, Bedornung vgl. Abb. 16. Tibia in beiden Geschlechtern mit Querleisten (Abb. 18 und 19).

Kopf (Abb. 14—15). — ♂: Stirn auf dem Niveau des Vorderrandes der Augen abrupt nach unten gerade abfallend und auf diesem Absturz bis nach distal gleichmäßig kurz und hell beborstet; Scheitel kahl und ohne Längskiele. ♀: Stirn mit tiefer zweibuchtiger Aushöhlung und dort distal mit langen, gelben Haaren dicht besetzt. Diese bilden einen spitzen Schopf, der von der Seite betrachtet wie das Horn eines Nashornes emporragt. Scheitel basal der Aushöhlung mit einigen Haaren, sonst kahl. Mandibeln in beiden Geschlechtern mit 1 Innenzahn. Antenne ohne erkennbare Sexualunterschiede, Antennenschaft keulenförmig, am Vorderrand mit etwa 10 längeren Borsten, distal auf der Unterseite über die Geißeleinlenkung hinaus etwas lappenförmig vorgezogen. Antennengeißel viergliedrig, Glieder 1—4 von basal nach distal gleichmäßig an Breite zunehmend. Antennenkeule oval und innen fast gerade abgestutzt, außen basal mit einigen längeren Borsten, gesamte Oberfläche mit gleichmäßig verteilten Mikrotrichien (Antenne Abb. 17).

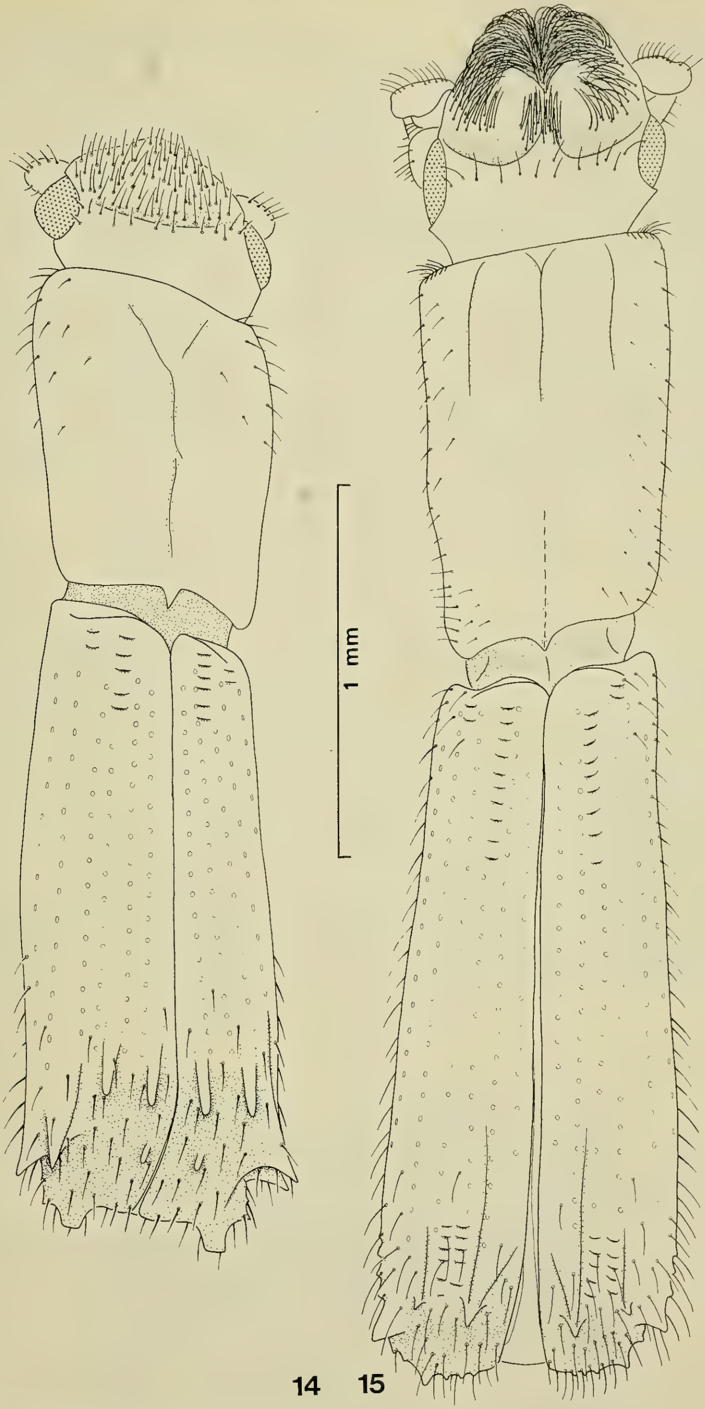


Abb. 14—15. *Mitosoma rhinoceroide* n. sp.
14: ♂ Holotypus (Inkluse Do-119-K-1); Stirn einfach beborstet; Elytrenabsturz steil. — 15: ♀ Paratypus (Inkluse Do-718-K-1); Stirn ausgehöhlt und schopfartig behaart; Elytrenabsturz flacher.

Pronotum (Abb. 14—15). — Rechteckig; beim ♂ 1,3×, beim ♀ 1,8 bis 2,0× länger als distal breit; Ecken abgerundet. Vorderrand gerade; Basalrand zweibuchtig und medial mit spitzem Zahn; Seiten ungerandet und in beiden Geschlechtern nur mit sehr seichten Schenkelgruben. Oberfläche mit einigen Längskielen (vgl. Abb. 14—15), die jedoch durch Schrumpfungen bei der Harzkonservierung entstanden sind und keine natürlichen Merkmale darstellen. Beim ♀ die ganzen Seiten, beim ♂ nur die basale Hälfte der Seiten zerstreut beborstet, beim ♀ in den Vorderwinkeln Behaarung dichter, schopfartig.

Elytren (Abb. 14—16). — Beim ♂ 2,7×, beim ♀ 3,1× länger als an der Basis zusammen breit. Auf jeder Elytre von oben sechs Punktreihen erkennbar. Dritter Zwischenraum (von innen gezählt) an der Basis beim ♂ mit etwa 5, beim ♀ mit etwa 10 queren Höckerchen, fünfter Zwischenraum an der Basis in beiden Geschlechtern mit je 2 ebensolchen Höckerchen; diese Höckerchen beim ♀ kräftiger als beim ♂. Beim ♂ nur das hintere Drittel der Elytren, beim ♀ die gesamten Ränder und das hintere Viertel der Elytren zerstreut beborstet, diese

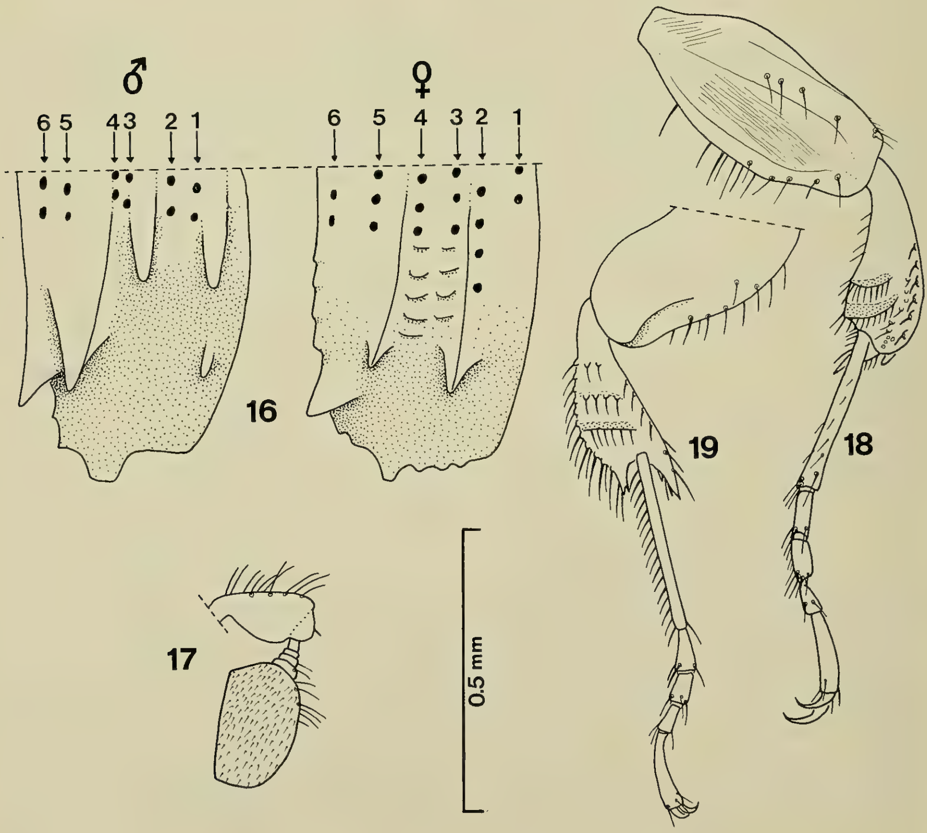


Abb. 16—19. *Mitosoma rhinoceroide* n. sp.
16: Bedornungsmuster am linken Elytrenabsturz von ♂ (links) und ♀ (rechts); die Ziffern weisen auf die Punktreihen. — 17: Antenne (Inkluse Do-718-K-1) von ventral. — 18: Vorderbein (Inkluse Do-718-K-1) von außen. — 19: Hinterbein (Inkluse Do-718-K-1) von außen.

Borsten etwas länger als diejenigen des Pronotum. Basis in beiden Geschlechtern S-förmig geschwungen und in die basale Ausbuchtung des Pronotum passend; Scutellum nicht sichtbar. ♂: Elytrenabsturz (Abb. 16) abrupt und steil, erster und dritter Zwischenraum mit gleichartigem, kielartigem Fortsatz, erster Zwischenraum zusätzlich weiter distal mit flachem Höcker, fünfter Zwischenraum mit kräftigem Dorn, sechster Zwischenraum etwas weiter distal und deshalb auf tieferem Niveau mit ebenso kräftigem Dorn. Elytrenspitze gerade und mit einem breiten, schaufelförmigen Fortsatz. ♀: Elytrenabsturz (Abb. 16) flacher und gleichmäßiger in die Scheibe übergehend, erster Zwischenraum ohne Dornen, vierter Zwischenraum mit einigen queren Höckerchen, dritter Zwischenraum mit einem kleinen Dorn, fünfter Zwischenraum mit einem noch kleineren Dorn, sechster Zwischenraum mit einem etwa gleichgroßen Dorn wie beim ♂. Elytrenspitze gewellt und mit bedeutend kleinerem Fortsatz wie beim ♂.

Hautflügel (Abb. 21). — Abbildung rekonstruiert aus mehreren Individuen (Inklusen Do-119-K-1, Do-119-K-3, Do-718-K-1), bei denen die Hautflügel teilweise frei liegen. Flügelgelenk etwa in der Flügelmitte. Radius verläuft bis zur Flügelspitze, Media und Ausläufer des Cubitus bis zum Hinterrand. Mikrotrichien etwa halb so lang wie die Hinterrandborsten (Inset in Abb. 21).

Beine (Abb. 18—19). — Ohne erkennbaren Sexualdimorphismus, Einzelheiten übereinstimmend. Vorderbein: Femur auf der Außenfläche mit Längskielen und einem Rillenfeld (Schrumpfungsartefakt?). Tibia mit Enddorn etwa 3× so lang wie distal breit; Enddorn nicht ganz so lang wie die Tibia distal breit; Außenfläche mit 2 beborsteten Querleisten; Außenkante mit einer beborsteten Höcker-Längsreihe. Tarsus-1 0,8× so lang wie die Tibia und 0,75× so lang wie die übrigen Tarsalglieder, ohne regelmäßigen Borstenkamm auf der Außenkante. — Hinterbein: Femur, soweit frei liegend, ohne Längskiele. Tibia mit Enddorn etwa 3× so lang wie distal breit; Spitzenrand tief ausgebuchtet, Enddorn so lang wie am Vorderbein; Außenfläche mit 1 beborsteten Querleiste und 1 beborsteten Höcker-Querreihe; Außen- und Innenkante mit je 1 beborsteten Höcker-Längsreihe. Tarsus-1 0,8× so lang wie Tibia und 0,95× so lang wie die übrigen Tarsalglieder, mit regelmäßigem Borstenkamm auf der Außenkante.

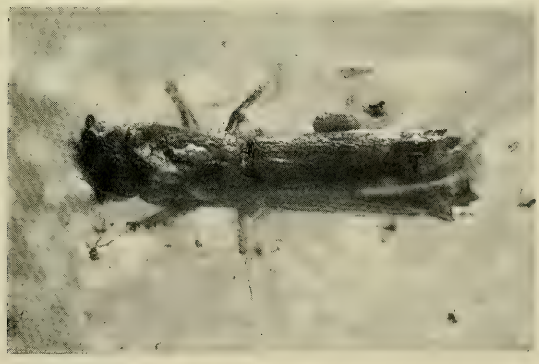


Abb. 20. *Mitosoma rhinoceroide* n. sp.
♂ Holotypus (Inkluse Do-119-K-1) von dorsal.

Maße (in mm; L: Länge; B: Breite; die jeweils ersten zwei Werte gelten für die ♂ Do-119-K-1 / Do-119-K-2, die letzten zwei für die ♀ Do-718-K-1 / Do-119-K-3):

Kopf-B an den Schläfen: 0,57/0,51 — 0,63/0,47
Pronotum-B distal: 0,62/0,68 — 0,67/0,54
Pronotum-B basal: 0,53/0,60 — 0,57/0,48
Pronotum-L medial: 0,84/0,93 — 1,01/0,95
Elytren-B basal: 0,54/0,57 — 0,58/0,50
Elytren-L maximal: 1,64/1,43 — 1,90/1,85
Körper-L maximal: 2,90/2,80 — 3,70/3,50

Bein I: Femur-L: 0,50/0,49 — 0,47/0,44
Tibia-L mit Enddorn: 0,41/0,40 — 0,39/0,36
Tarsus-1-L: 0,26/0,26 — 0,29/0,27
Tarsus-2-L: 0,05/0,06 — 0,08/0,07
Tarsus-3-L: 0,04/0,05 — 0,07/0,07
Tarsus-4-L: 0,03/0,03 — 0,05/0,05

Bein IV: Femur-L: 0,39/0,36 — 0,45/0,37
Tibia-L mit Enddorn: 0,34/0,34 — 0,38/0,30
Tarsus-1-L: 0,24/0,25 — 0,32/0,28
Tarsus-2-L: 0,04/0,05 — 0,07/0,06
Tarsus-3-L: 0,03/0,04 — 0,06/0,05
Tarsus-4-L: 0,02/0,02 — 0,05/0,04

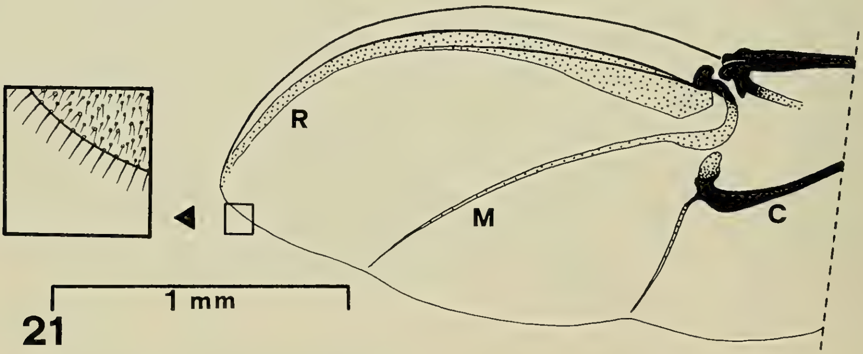


Abb. 21. *Mitosoma rhinoceroide* n. sp.
Distaler Teil des Hautflügels; Rekonstruktion aus mehreren Tieren. C = Cubitus, M = Media, R = Radius. Inset 5x: Mikrotrichien und Hinterrandborsten.

5.2. Beziehungen

Nochmals sei an dieser Stelle betont, daß eine Konspezifität der in einem Bernstein befindlichen Platypodidae beiderlei Geschlechts vorausgesetzt wird. Es ist wegen der weitgehend übereinstimmenden Morphologie ganz unwahrscheinlich, daß ♂ und ♀ des Stückes Do-119-K verschiedene Arten repräsentieren. Deshalb können hier für die Diskussion der verwandtschaftlichen Beziehungen Merkmale beider Geschlechter herangezogen werden.

Die Inklusen werden ohne Vorbehalt der großen Gattung *Mitosoma* CHAPUIS 1865 (sensu SCHEDL 1972: incl. *Cenocephalus* CHAPUIS 1865 usw.) zugeordnet. Dafür sprechen folgende Merkmale (Reihenfolge willkürlich):

1. Stirn des ♀ tief ausgehöhlt und mit langen Haaren dicht besetzt, Stirn des ♂ eben und kurz behaart.
2. Augen rund-oval.
3. Antennen-Schaft in beiden Geschlechtern keulenförmig, Antennen-Geißel viergliedrig und distal am Schaft eingelenkt, Antennen-Keule oval und abgeplattet.
4. Schenkelgruben des Pronotum nur sehr seicht.
5. Elytrenabsturz beim ♂ steiler und stärker bedornt als beim ♀.
6. Basis des dritten Elytren-Zwischenraumes mit queren Höckerchen.
7. Vorderhüften einander genähert.
8. Vorderschienen in beiden Geschlechtern mit queren Reibleisten.

Die Gattung beinhaltet nach SCHEDL (1972) 39 nominelle Arten aus dem tropischen Afrika und Amerika. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten untereinander sind noch völlig offen; dies liegt zum einen an der z. T. sehr großen Ähnlichkeit der Arten, zum anderen daran, daß viele Arten nur ungenügend beschrieben sind, meist ohne Abbildungen. Aus diesem Grund kann der Bezug der hier behandelten Art aus Dominikanischem Bernstein zu Rezenten leider nicht diskutiert werden. Die Neubenennung erscheint trotzdem gerechtfertigt, da sich bislang alle Inklusen unterschiedlichster systematischer Zuordnung aus dem fossilen Harz der Dominikanischen Republik als valide Arten erwiesen haben und stets Unterschiede zu Rezenten vorhanden sind.

Die aus Mexikanischem Bernstein beschriebenen Platypodidae (SCHEDL 1962) gehören ebenfalls in die Gattung *Mitosoma* (Untergattung *Cenocephalus*). Soweit die dort beigegebenen unscharfen Fotos und skizzenhaften Zeichnungen eine Deutung zulassen, ist eine Konspezifität mit der hier beschriebenen Art aus Dominikanischem Bernstein ausgeschlossen. Besonders das unterschiedliche Bedornungsmuster am Elytrenabsturz der ♂ spricht gegen eine Artidentität. Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser mexikanischen Fossilien zu Rezenten werden dort, wahrscheinlich aus den gleichen Gründen wie in vorliegender Arbeit, auch vom besten Kenner der Familie nicht behandelt. Da aus Mexikanischem Bernstein drei *Mitosoma*-Arten bekannt wurden, sind auch im Dominikanischen Bernstein mit seiner großen Zahl von Einschlüssen noch weitere Arten zu erwarten.

5.3. Biologie

Wegen der holzwirtschaftlichen Bedeutung rezenter Platypodiden ist deren Biologie relativ gut bekannt. Die Larven entwickeln sich in Brutröhren, die von den Eltern in Ästen und Stammteilen folgendermaßen angelegt werden: Das ausfliegende ♂ sucht einen Brutbaum, bohrt einen kleinen Eingangsstollen, wartet dann auf ein anfliegendes ♀ und paart sich mit diesem. Das ♀ beginnt anschließend mit der Anlage von Brutröhren, das ♂ übernimmt die Verteidigung der Eingangsröhre und den Abtransport des anfallenden Bohrmehls. Die Larvalentwicklung vollzieht sich in den Brutröhren. Die Brut ernährt sich nicht von der Holzsubstanz, sondern von Ambrosiapilzen, die an den Gangwänden wachsen (Xylemmycetophagie). Die Jungkäfer verlassen das Röhrensystem durch das vom Vater angelegte Eingangsloch.

Die Platypodidae sind mit ihrem Chitinskelett stark an das Leben in kreisrunden Röhren adaptiert, und zwar auf unterschiedliche Weise je nach systematischer Gruppe. Besitzen nun die Fossilien auch solche morphologischen Merkmale, kann man damit eine vergleichbare Lebensweise bereits im Tertiär beweisen. Solche Merkmale und die daraus abzuleitenden Schlüsse bei den hier untersuchten Inklusen des Dominikanischen Bernsteins sind:

1. Langgestreckter Körper mit gleichem kreisförmigen Querschnitt in beiden Geschlechtern. — Folgerung: ♂ und ♀ leben zusammen in kreisförmigen Röhren im Holz.
2. Behaarung und Bedornung des Körpers sind noch intakt. — Folgerung: Es handelt sich um ausgeflogene Jungkäfer, denn die Borsten und Dornen sind durch Gangbau und Brutgeschäft noch nicht abgerieben.
3. Tibia verbreitert und mit besonderen Leisten und Dornen. — Folgerung: Bohrmehl kann geschoben werden.
4. Sexualdimorpher Elytrenabsturz, der besonders beim ♂ steil und kräftig bedornt ist. — Folgerung: Das ♂ kann rückwärts laufend wie eine Planierraupe Bohrmehl aus dem Gangsystem transportieren.
5. Sexualdimorphe Stirn, die beim ♀ ausgehöhlt und lang behaart ist. — Folgerung: Das ♀ besitzt hiermit ein „Organ", mit dem Pilzsporen vom Brutbaum der Eltern zum eigenen neuen Brutbaum übertragen werden.

Allein aus diesen Punkten läßt sich schließen, daß die Lebensweise von *Mitosoma rhinoceroide* n. sp. im Tertiär der Lebensweise von Rezenten entspricht. Dies darf man demnach auch für alle anderen Platypodiden dieser Zeit annehmen. Es ist wahrscheinlich, daß wegen der komplizierten morphologischen Strukturen, die im Tertiär bereits vollständig ausgeprägt waren, eine solche Lebensweise mit Röhrenbau und Pilzübertragung bereits in noch früherer erdgeschichtlicher Zeit entstanden sein muß.

Von den Flügen der Jungkäfer vom Elternbaum zum eigenen neuen Brutbaum haben die Pseudoskorpione (vgl. Kap. 4) profitiert. Durch Greifen nach abfliegenden Käfern gelang es ihnen, einen entfernten Baum zu besiedeln und damit ihren Lebensraum zu erweitern. Wahrscheinlich lebten diese tertiären Pseudoskorpione wie viele Cheliferiden heute im Spaltensystem der Baumrinde. Ob stets nur weibliche Platypodiden — wie bei den beiden vorliegenden Inklusen — als Transporteure benutzt wurden, bleibt noch ungewiß.

6. Literatur

Beier, M. (1937): Pseudoscorpione aus dem baltischen Bernstein. — Festschr. Embrik Strand, **2**: 302—316; Riga.

— (1948): Phoresie und Phagophilie bei Pseudoscorpionen. — Österr. zool. Z., **1**: 441—497; Wien.

Chamberlin, J. C. (1931/32): A synoptic revision of the generic classification of the Chelonethid family Cheliferidae Simon (Arachnida). — Canad. Entomol., **63**: 289—294 (1931), **64**: 17—21, 35—39 (1932); Toronto.

Koch, C. L. & Berendt, G. C. (1854): Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Apteren der Vorwelt. — *In:* Berendt, G. C.: Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, **1**: 1—124; Berlin (Nicolai).

MENGE, A. (1854): Über die Scheerenspinnen, Chernetidae. — N. Schr. nat. Ges. Danzig, **5**: 1—41; Danzig.

MUCHMORE, W. B. (1971): Phoresy by North and Central American pseudoscorpions. — Proc. Rochester Acad. Sci., **12**: 79—97; Rochester.

SCHAWALLER, W. (1980): Erstnachweis tertiärer Pseudoskorpione (Chernetidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 57, 20 S.; Stuttgart. — [1980a]

— (1980): Fossile Chtoniidae in Dominikanischem Bernstein, mit phylogenetischen Anmerkungen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **63**, 19 S.; Stuttgart. — [1980b]

SCHEDL, K. E. (1962): New Platypodidae from Mexican amber. — J. Paleont., **36**: 1035—1038; Tulsa/Oklahoma.

— (1972): Monographie der Familie Platypodidae (Coleoptera). — 322 S.; Den Haag (Junk).

SCHLEE, D. (1980): Bernstein-Raritäten. — 96 S., 145 Farbabb.; Stuttgart (Staatl. Museum f. Naturkunde).

SCHLEE, D. & GLÖCKNER, W. (1978): Bernstein. — Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **8**, 72 S., 16 Farbtaf.; Stuttgart.

VACHON, M. (1940): Remarques sur la phorésie des Pseudoscorpions. — Ann. Soc. ent. France, **109**: 1—18; Paris.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. Schawaller, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Ph. C. W. Schmidt, 8530 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 72	21 S.	Stuttgart, 27. 2. 1981

SMITHSONIAN
MAY 14 1982
LIBRARIES

Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera)

Bibliography of Coleoptera in amber and copal

Von Ute Spahr, Ludwigsburg

Zusammenfassung

In vorliegender Bibliographie sind ca. 300 Publikationen aufgeführt, in denen Bernstein- oder Kopal-Coleopteren beschrieben oder erwähnt sind. Publikationen, die Beschreibungen neuer Taxa enthalten, sind besonders gekennzeichnet und zusätzlich mit dem Hinweis auf Kopal bzw. Bernstein versehen, im letzteren Fall mit Herkunftsangabe.

Summary

The present bibliography lists about 300 publications in which Coleoptera, included in amber or copal, are described or mentioned. Publications containing descriptions of new taxa are marked, additionally it is indicated, whether copal or amber is concerned, in latter case with reference to the origin of the amber.

1. Einleitung

Sowohl für die wissenschaftliche Bearbeitung von Bernstein-Inklusen wie auch für den Aufbau von Sammlungen ist eine genaue Kenntnis der Literatur unumgänglich. Der große Umfang dieser Literatur legt nahe, Bibliographien zur raschen Orientierung zu erarbeiten. Solche Bibliographien, gesondert nach systematischen Gruppen, werden im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart vorbereitet. Eine erste — für Käfer — wird hier vorgelegt.

Es gibt bereits Vorarbeiten auf diesem Gebiet, die aber aus verschiedenen Gründen nicht befriedigen. Eine Übersicht über ältere Literatur gibt das umfangreiche Werk (Bibliographie und Katalog über fossile Insekten) von Scudder (1890 bzw. 1891); die darin angeführten Bernstein-Fossilien sind leider nicht getrennt von Abdruck-Fossilien. Entsprechendes gilt für das umfangreiche Werk von Handlirsch (1906—1908), dessen Verwendbarkeit außerdem durch Fehlen eines Literaturverzeichnisses und die häufig verstümmelten Literaturzitate eingeschränkt ist. Speziell über den Baltischen Bernstein liegt eine ausführliche Arbeit von Bachofen-Echt (1949) vor, die — zumindest für wissenschaftliche Bearbeitungen — nicht ausreicht. Larsson (1978) widmet sich ausführlich dem Baltischen Bernstein und seinen Fossilien, dies aber vorwiegend unter ökologischen Gesichtspunkten.

Das Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart besitzt eine sehr reichhaltige Fossiliensammlung (ca. 20000 ausgewählte Fossilien) von Dominikanischem, Baltischem und Libanon-Bernstein. Im Zusammenhang mit der wissenschaftlichen Auswertung dieser Sammlung (Bernstein-Publikationen ab 1964 in: Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serien A, B und C) besteht ein Bedarf nach Zusammenstellungen, womit hier der erste Teil vorgelegt wird. Der in Vorbereitung befindliche systematische Katalog der Bernstein- und Kopal-Käfer wird sich auf vorliegende Bibliographie beziehen.

Herrn Dr. D. Schlee möchte ich für seine Unterstützung herzlich danken, sowie Herrn Dr. G. Bloos für die Durchsicht des Manuskriptes.

2. Bemerkungen und Hinweise

2.1. Erfaßte Arbeiten

1. Alle speziellen Arbeiten über Bernstein- und Kopal-Käfer (wobei das von Hope so genannte „Animé" zu Kopal gerechnet wurde). Soweit die Arbeiten Neubeschreibungen enthalten, wird darauf durch einen Vermerk in eckiger Klammer am Schluß des Zitates hingewiesen. Hinzugefügt ist in diesen Fällen bei Bernstein auch ein Vermerk über die Herkunft.
2. Allgemeine Arbeiten über Bernstein, in denen ein Kapitel, ein Abschnitt oder auch nur kurze Angaben über Coleoptereneinschlüsse enthalten sind, auch populärwissenschaftliche Literatur.
3. Publikationen mit Kurzhinweis auf Bernstein- oder Kopal-Käfer, der aus dem Titel der Arbeit nicht zu ersehen ist.
4. Kataloge, wie Genera Insectorum und Coleopterorum Catalogus, sowie Bibliographien, die einen Abschnitt bzw. Literaturangaben über fossile Käfer, einschließlich Bernstein- oder Kopal-Käfer, enthalten.
5. Referate über Publikationen. In vorliegender Bibliographie werden Referate aus den „Bernstein-Forschungen" unter dem Namen des jeweiligen Referenten aufgeführt, während auf Referate im „Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie" bzw. „Zentralblatt für Geologie und Paläontologie" ohne Nennung des Verfassers hingewiesen wird, da letztere in Museums- und Institutsbibliotheken im allgemeinen vorhanden sind. Ein Referat wurde auch dann aufgenommen, wenn es keine direkte Bezugnahme auf Bernstein-Käfer enthält. Dies schien nützlich, wenn das Referat eine Gesamtbeurteilung der Arbeit enthält und damit u. U. aufschlußreich ist, oder aber, wenn die Originalarbeit nicht oder nur schwer beschaffbar ist.

2.2. Vollständigkeit

In dem Bemühen um Vollständigkeit wurden folgende Referierorgane und Literaturnachweise überprüft:

1. Zoological Record (published by Zoological Society London) 17 (1880) — 110 (1973), erschienen 1978.
2. Entomology Abstracts (published by Information Retrieval Limited London), 1 (1969) — 11/6 (1980).
3. Bulletin signalétique [7 (1946) — 16 (1955) unter dem Titel: Bulletin analytique] (Centre de documentation du centre national de la recherche scientifique, Paris).
   Pt. 1: Sciences de la Terre: 7 (1946) — 21 (1960);
   Sect. 11: Sciences de la Terre II: 22 (1961) — 29 (1968);

Sect. 216: Sciences de la Terre III: 30 (1969) — 32 (1971);
Sect. 227: Paléontologie: 33 (1972) — 41/1 (1980).

4. Repertorium zum Neuen Jahrbuch und Centralblatt [ab 1930: Zentralblatt] für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, sowie Beilagenbände; Stuttgart (Schweizerbart) für die Jahrgänge 1910—1949. Ab 1950 Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II; Paläontologie; Stuttgart (Schweizerbart).
5. Geowissenschaftlicher Literatur-Informationsdienst. Referat Dokumentation. Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe Hannover. Ab 1970: Literatur des deutschsprachigen Raumes; ab 1973: internationale Literatur.
6. Die Literaturverzeichnisse der in der Bibliographie erfaßten Publikationen.
7. Genera Insectorum (Hrsg.: P. Wytsman), Bruxelles, und Coleopterorum Catalogus (Hrsg.: W. Junk & S. Schenkling), Berlin, sowie Coleopterorum Catalogus Supplementa (Hrsg.: W. D. Hincks, später W. O. Steel bzw. J. A. Wilcox), 's-Gravenhage, wurden nur berücksichtigt, soweit sie einen Abschnitt Paläontologie enthalten.

Trotz dieser Bemühungen um Vollständigkeit mußten, vor allem bei der osteuropäischen Literatur, Lücken bleiben. Durch die sprachlichen und auch sonstigen Schwierigkeiten sind die weniger verbreiteten Zeitschriften in kyrillischer Schrift in den benutzten Referierorganen kaum erfaßt. Außerdem wird durch die sprachlichen Schwierigkeiten die Auswertung der Literaturverzeichnisse der einzelnen Publikationen sehr erschwert.

2.3. Überprüfung der bibliographischen Daten

Zur Überprüfung der bibliographischen Daten wurden alle Arbeiten, soweit sie nicht in unserer Museumsbibliothek vorhanden waren, über die Württembergische Landesbibliothek Stuttgart bestellt, was teilweise durch falsche bzw. verstümmelte Literaturzitate recht erschwert wurde. Die wenigen Arbeiten, die nicht — auch nicht durch Auslandsbestellung — beschafft und daher auch nicht mit dem Original bzw. einer Kopie davon verglichen werden konnten, wurden, soweit möglich, überprüft und ergänzt mit Hilfe von Nachschlagwerken wie:

Horn & Schenkling (1928—29): Index litteraturae entomologicae, Serie I: Die Weltliteratur über die gesamte Entomologie bis inklusive 1863, Bd. I—IV: XXI + 1426 S., 4 Taf.; Berlin (Horn), sowie Derksen & Scheiding (1963—68): Index litteraturae entomologicae, Serie II: Die Weltliteratur über die gesamte Entomologie von 1864—1900, Bd. I: XII + 697 S. (1963); Bd. II: 678 S. (1965); Bd. III: 528 S. (1968); Bd. IV: 482 S. [ohne Erscheinungsjahr]; außerdem: Hagen (1862—63), Scudder (1890), sowie den Literaturangaben anderer Publikationen.

Besonders hingewiesen sei auf das Erscheinungsjahr der einzelnen Arbeiten: Die nach dem Autorennamen angegebene Jahreszahl ist diejenige, die nach den vorhandenen Quellen ermittelt werden konnte. Sofern sich die Erscheinungsdaten einzelner Hefte oder Lieferungen eines Bandes nicht ermitteln ließen, wurde das Erscheinungsdatum des Bandes zitiert. Bei manchen Arbeiten, die in der Literatur häufiger zitiert werden, findet man unterschiedliche Erscheinungsjahre angegeben. Hierbei ist die Überprüfung u.U. schwierig, vor allem wenn es sich um ältere Literatur handelt, da von den Fernleihe-Bibliotheken häufig nur eine Kopie der gewünschten Arbeit zur Verfügung gestellt wird, der Originalband der Zeitschrift aber nicht verliehen wird.

2.4. Hinweise zur Benutzung der Bibliographie

1. Die Zeitschriftentitel wurden ausgeschrieben. Dies schien sinnvoll, da bei Bibliotheksbestellungen der ausgeschriebene Titel der Zeitschrift (mit Artikel und Präpositionen) angegeben werden muß, und dem Benützer der Bibliographie das Entschlüsseln der Abkürzungen erspart wird.
2. Alle Angaben in eckiger Klammer sind zusätzliche Hinweise und gehören nicht zum Literaturzitat.
3. Im allgemeinen wurde bei den Zeitschriften kein Herausgeber angegeben. Ausnahmen wurden bei einigen älteren Zeitschriften gemacht, die häufig — fälschlicherweise — mit dem Namen des Herausgebers zitiert werden, z.B.: „Germars Magazin der Entomologie" muß heißen: Magazin der Entomologie (Hersg. E. F. GERMAR).
4. Stimmt die nach dem Autorennamen stehende Jahresangabe (Erscheinungsjahr) nicht mit der Jahresangabe des Gesamtbandes überein, so wurde — soweit dies feststellbar — die abweichende Jahresangabe hinter der Bandzahl vermerkt; das gleiche gilt, wenn ein Band sich über mehrere Jahre erstreckt. Diese zusätzlichen Angaben schienen sinnvoll, um Unklarheiten auszuschalten, falls aus einem Band mehrere Arbeiten zitiert werden, die eventuell voneinander abweichende Erscheinungsjahre haben.
5. Die Hefte oder Nummern, die innerhalb eines Bandes oder Jahrganges herauskommen, wurden — soweit feststellbar — gesondert vermerkt; obwohl diese Angabe im allgemeinen nicht erforderlich ist, schien sie nützlich, da sie bei ungebundenen Zeitschriftenbänden das Heraussuchen der Arbeit erleichtert. Zu beachten sind aber Ausnahmen, wie z.B. die russische Zeitschrift „Paleontologičeskij Žurnal" oder die älteren Jahrgänge der „Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig", bei denen jede Nummer bzw. jedes Heft innerhalb eines Jahrganges bzw. Bandes mit Seite 1 beginnt!
6. Hat eine Zeitschrift verschiedene Serien, z.B. Abhandlungen, Monatshefte u.s.w., so kommt diese Angabe vor die Bandzahl. Sind jedoch innerhalb eines Bandes bzw. Jahrganges Unterteilungen in Abhandlungen, Mitteilungen u.s.w. (ohne daß dies aus dem Zeitschriftentitel hervorgeht) mit jeweils eigener Paginierung (was bei älteren Zeitschriftenjahrgängen vorkommt), so steht diese Angabe nach der Bandzahl, z.B.: Berliner entomologische Zeitschrift, **54** (1909—10)/1—2 (Abhandlungen): 49—52; Berlin.

   Nochmals soll betont werden, daß die unter Absatz 4, 5 und 6 erwähnten zusätzlichen Angaben nur gemacht wurden, soweit sie feststellbar waren. Bei Fernleihe-Bibliotheksbestellungen, bei denen häufig nur eine Kopie der Arbeit zu bekommen ist, konnten diese weitergehenden Angaben nicht gemacht werden. Die Literaturangaben stützen sich hierbei auf die von der Württembergischen Landesbibliothek in Erfahrung gebrachten Angaben.
7. Die Bandzahl bzw. Jahrgangszahl ist halbfett gedruckt, auch wenn der jeweilige Jahrgang mit dem Erscheinungsjahr identisch ist; letzteres um klarzustellen, daß es keine gesonderte Band- bzw. Jahrgangszahl gibt. Hat eine Zeitschrift oder Serie statt der Bezeichnungen „Band" oder „Jahrgang" die Bezeichnungen „Heft" bzw. „Nummer", so wurde dies ausgeschrieben.
8. Im allgemeinen ist die Anzahl der angegebenen Tafeln identisch mit der Tafelnumerierung. Bei Ausnahmen, d.h. wenn die Tafeln innerhalb eines Bandes durchgehend numeriert sind, wurden nach der Zahl der Tafeln die Nummern der Tafeln, die zu der Arbeit gehören, in eckigen Klammern vermerkt. Bei Bibliotheksbestellungen ist diese zusätzliche Angabe dringend zu empfehlen.
9. Autorennamen wurden in alphabetischer Reihenfolge, bei mehreren Arbeiten des gleichen Autors in chronologischer Reihenfolge angeordnet. Bei mehreren

Vornamen des Autors wurden alle Anfangsbuchstaben angegeben, auch wenn bei den einzelnen Veröffentlichungen des Autors nicht jeweils alle Vornamen bzw. keine Vornamen angegeben sind.

Bei Autoren mit Doppelnamen, die manchmal auch nur unter ihrem ersten Namen veröffentlicht haben, wurde ein entsprechender Hinweis in eckigen Klammern gegeben, z.B.: Bachofen-Echt, A. [auch Bachofen, A.].

10. Die Veröffentlichung eines Briefes wurde unter dem Namen dessen aufgeführt, der ihn veröffentlicht hat, nicht unter dem des Briefschreibers. Der Name des Schreibers ist in der Bibliographie mit einem Querverweis auf den publizierenden Autor aufgeführt.
11. Hat eine Arbeit keine Titelüberschrift, sondern geht aus einer Vorrede in den eigentlichen Text über, z.B. „Herr Helm berichtete über *thierische Einschlüsse im Succinit*“ (bei älteren Sitzungsberichten häufig der Fall), so ist der Titel der Arbeit in runde Klammern gesetzt.
12. Autorennamen sowie Arbeits- und Zeitschriftentitel in kyrillischer Schrift wurden nach Mühlpfordt (Berlin 1957) transskribiert [siehe: Index litteraturae entomologicae, Ser. II, Bd. I: S. XII (1963)]. Bei den häufig englisch transskribierten Namen wurde, wenn sie an einer anderen Stelle im Alphabet stehen, ein Hinweis gegeben, z.B.: Yablokov-Khnzoryan [siehe: Jablokov-Chnzorjan].
13. Die einzelnen Publikationen wurden jeweils in der Originalsprache aufgeführt. Ist der Titel der Arbeit bzw. der Zeitschriftentitel des Originals zweisprachig angegeben, so wurde bei russischer und japanischer Literatur nur derjenige in westeuropäischer Sprache übernommen.

Abkürzungen

Ba = Baltischer Bernstein; Bu = Burmesischer Bernstein; Do = Dominikanischer Bernstein; F = Französischer Bernstein; M = Mexikanischer Bernstein; R = Russischer (Sibirischer) Bernstein; Si = Sizilianischer Bernstein; V = Victorianischer Bernstein (Allendale/Victoria, Australien); Ko = Kopal.

-o- = Übernommenes Zitat; Arbeit selbst war nicht verfügbar.

3. Bibliographie

A

Abdullah, M. (1964): New heteromerous beetles (Coleoptera) from the Baltic amber of eastern Prussia and gum copal of Zanzibar. — Transactions of the Royal entomological Society of London, **116/13**: 329—346, 2 Taf.; London. [n. g. + n. sp.] [Ba, Ko]

— (1965): New Anthicidae and Pyrochroidae (Coleoptera) from the Baltic amber (Oligocene). — The Entomologist, **98**: 38—42, 1 Taf.; London. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1967): *Palaeoasemum crowsoni* and *P. duffyi*, a new genus and two new species of the Asemini (Coleoptera, Cerambycidae) from the Baltic amber. — Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F. **14/1—2**: 147—151, 2 Taf.; Berlin. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1969): *Dromius bakeri*, a new species of the Lebiini from the Klebs collection of the Baltic amber (Coleoptera, Carabidae). — Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F. **16/4—5**: 399—403, 3 Abb.; Berlin. [n. sp.] [Ba]

— (1975): The higher classification of the insect order Coleoptera including fossil records and a classified directory of the coleopterists and coleoptera collections of the world. — Zoologische Beiträge, N. F. **21/3**: 363—461; Berlin.

Abdullah, M. & Abdullah, A. (1967): *Crichtonia macleani*, a new genus and species of the Hedobiini (Coleoptera: Anobiidae) from the Baltic amber. — Entomological News, **78/1**: 23—27, 2 Abb.; Philadelphia. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1968): The discovery and probable phylogenetic significance of *Lathrobium (Palaeolobrathium) whitei*, a new subgenus and species of Paederinae (Col., Staphylinidae) from Baltic amber. — The Entomologist's monthly Magazine, **104/1**: 1—3, 1 Taf.; Oxford. [n. subg. + n. sp.] [Ba]

Ander, K. (1942): Die Insektenfauna des baltischen Bernsteins nebst damit verknüpften zoogeographischen Problemen. — Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Avd. 2, **38/4** (Kunglig fysiografiska Sällskapets Handlingar, N. F. **53/4**): 1—82, 8 Tab., 10 Karten; Lund & Leipzig.

Andrée, K. (1929a): Bernsteinforschung einst und jetzt. — Bernstein-Forschungen (Hersg.: K. Andrée), Heft 1: I—XXXII; Berlin & Leipzig (de Gruyter).

— (1929b): Adolf Freiherr von Bachhofen. Insekteneinschlüsse im Bernstein. Natur und Museum, Frankfurt a. M., 1928, S. 299—302. Mit 1 Tafel. [Referat über: Bachofen-Echt 1928a.] — Bernstein-Forschungen (Hersg.: K. Andrée), Heft 1: 149—150; Berlin & Leipzig (de Gruyter).

— (1933a): Schmalfuß, Hans, und Helene Barthmeyer (mitbearbeitet von Wilhelma Hinsch). Vererbungstheoretische Betrachtungen nebst entwicklungschemischen Untersuchungen über Vorkommen von Melanogen, insonderheit von o-Dioxybenzol-Stoff, im Organismenreich. II. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 58, 1931, S. 332—371, 1 Abb. [Referat über: Schmalfuss & Barthmeyer 1931.] — Bernstein-Forschungen (Hersg.: K. Andrée), Heft 3: 201—202; Berlin & Leipzig (de Gruyter).

— (1933b): Williamson, George, C. The book of amber, mit einem Vorwort von Edward Heron-Allen. London, Ernest Benn Ltd. 1932, 268 p., 1 Abb. u. 4 Taf. im Text und 1 farbiges Titelbild. [Referat über: Williamson 1932.] — Bernstein-Forschungen (Hersg.: K. Andrée), Heft 3: 212; Berlin & Leipzig (de Gruyter).

— (1951): Der Bernstein. Das Bernsteinland und sein Leben. — 96 S., 24 Abb., 3 Karten; Stuttgart (Kosmos). — [Siehe auch Referat: Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, **1953**: 488; Stuttgart.]

Anonymus (1884): Meeting of the Entomological club of the American association for the advancement of science. — The Canadian Entomologist **16/10**: 181—186; London/Ontario [später: Ottawa/Ontario].

— (1887): Über Bernsteintiere. — Der Naturforscher, **20**: 271—272; Tübingen.

— (1980): Ambre.—Lithos, Nr. 1: 21—28, 21 Abb.; Nizza.

Arnoldi, L. V., Žerichin, V. V., Nikritin, L. M. & Ponomarenko, A. G. (1977): Mezozojskie Žestkokrylye. — Trudy paleontologičeskogo Instituta Akademija Nauk SSSR, **161**: 1—204, 14 Taf., 109 Abb.; Moskva. — [Russ.] [n. g. + n. sp.] [R]

Assmann, A. (1870): Beiträge zur Insekten-Fauna der Vorwelt. — Zeitschrift für Entomologie (Hersg.: Verein für schlesische Insektenkunde zu Breslau), N.F. Heft 1: 3—62, 1 Taf., 2 Abb.; Breslau.

Atkins, M. D. (1963): The Cupedidae of the world. — The Canadian Entomologist, **95/2**: 140—162, 20 Abb.; Ottawa/Ontario.

B

Bachofen-Echt, A. [*auch:* Bachofen, A.] (1928a): Insekteneinschlüsse im Bernstein. — Natur und Museum **1928/7**: 299—302, 1 Taf.; Frankfurt a. M. — [Siehe auch Referate: Andrée 1929b, sowie: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, **1929**: 62—63; Stuttgart.]

— (1928b): Leben und Sterben im Bernsteinwald. — Palaeobiologica, **1**: 39—50, 3 Taf. [III—V], 21 Abb.; Wien & Leipzig. — [Siehe auch Referate: Beurlen 1931, sowie: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, **1931**: 648; Stuttgart.]

— (1949): Der Bernstein und seine Einschlüsse. — 204 S., 1 Taf., 188 Abb.; Wien (Springer). — [Siehe auch Referate: Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, **1950**: 294—295, **1951**: 21—24; Stuttgart.]

Beal, R. S., jr. (1972): A new fossil *Cryptorhopalum* (Dermestidae: Coleoptera) from Tertiary amber of Chiapas, Mexico. — Journal of Paleontology, **46/2**: 317—318, 1 Abb.; Tulsa/Oklahoma. [n. sp.] [M]

Becker, E. C. (1963): Three new fossil Elaterids from the amber of Chiapas, Mexico, including a new genus (Coleoptera). — Journal of Paleontology, **37/1**: 125—128, 1 Taf. [17], 5 Abb.; Tulsa/Oklahoma. — [Siehe auch Referat: Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, **1964**: 477—478; Stuttgart.] [n. g. + n. sp.] [M]

Beier, M. (1955): Pseudoscorpione im baltischen Bernstein aus dem geologischen Staatsinstitut in Hamburg. — Mitteilungen aus dem geologischen Staatsinstitut in Hamburg, Heft 24: 48—54, 4 Abb.; Hamburg.

Benesh, B. (1960): Lucanidea. — Coleopterorum Catalogus Supplementa (Hersg.: W. D. Hincks), Pars 8 (2. Aufl.): 178 S.; 's-Gravenhage (Junk).

Benick, L. (1943): Ein *Stenus* aus dem baltischen Bernstein: *St.* (*Parastenus*) *priscus* n. sp. (Coleoptera: Staphylinidae). — Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie, 10/2—3: 101—104, 1 Abb.; Berlin. [n. sp.] [Ba]

Berendt, G. C. (1830): Die Insekten im Bernstein. Ein Beitrag zur Thiergeschichte der Vorwelt. 1. Heft: 38 S.; Danzig & Berlin (Nicolai).

— (1845): Die organischen Bernstein-Einschlüsse im Allgemeinen. — *In*: Goeppert, H. R. & Berendt, G. C.: Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt. — *In*: Berendt, G. C. (Hersg.): Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, 1, I. Abth.: 41—60; Berlin (Nicolai). — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, 1845/7: 864—879; Stuttgart.]

Berendt, G. C. & Koch, C. L. (1854) — [Siehe: Koch, C. L. & Berendt, G. C. (1854)]

Bertrand, H. P. I. (1972): Larves et nymphes des Coléoptères aquatiques du globe. 804 S., 567 Abb.; Abbéville (Paillart).

Beurlen, K. (1929): Brues, Charles T., Ancient insects; Fossils in amber and other deposits. The Scientific Monthly, Vol. XVII, 1923, S. 289—304. 13 Fig. [Referat über: Brues 1923]. — Bernstein-Forschungen (Hersg.: K. Andrée), Heft 1: 150—151; Berlin & Leipzig (de Gruyter).

— (1931): Bachofen-Echt, A. Leben und Sterben im Bernsteinwald. Palaeobiologica Bd. I 1928, S. 39—50, mit 21 Fig. und 3 Tafeln. Wien 1928. [Referat über: Bachofen-Echt 1928b]. — Bernstein-Forschungen (Hersg.: K. Andrée), Heft 2: 182—183; Berlin & Leipzig (de Gruyter).

Bloch, M. E. (1776): Beytrag zur Naturgeschichte des Kopals. — Beschäftigungen der berlinischen Gesellschaft naturforschender Freunde, 2: 91—196, 3 Taf. [3—5]; Berlin. -o- [n. sp.] [Ko]

Böttger, O. (1867): Über die nachweisbaren Spuren des Lebens der Thier- und Pflanzenwelt in der Vorzeit. — Achter Bericht des Offenbacher Vereins für Naturkunde über seine Thätigkeit vom 31. 5. 1866 bis 12. 5. 1867: 40—68, 1 Taf.; Offenbach a. M.

Bollow, H. (1940): Die erste Helminide (Col. Dryop.) aus Bernstein. — Mitteilungen der Münchner entomologischen Gesellschaft, 30/1: 117—119, 1 Taf.; München. — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, 1940: 1036; Stuttgart.] [n. g. + n. sp.] [Ba]

Borchmann, F. (1936): Coleoptera Heteromera, Fam. Lagriidae. — Genera Insectorum (Hersg.: P. Wytsman), 204: 561 S., 9 Taf.; Bruxelles (Desmet-Verteneuil).

Brongniart. [A.] (1827): Succin. — *In*: Dictionnaire des Sciences naturelles, 51: 229—240; Strasbourg & Paris (Levrault).

Bruchhausen, E. v. & Krause, E. (1934): Das leuchtende Vermächtnis des Bernsteinwaldes. — Atlantis, 6: 182—186, 7 Abb.; Zürich.

Brues, C. T. (1923): Ancient insects; Fossils in amber and other deposits. — The scientific Monthly, 17: 289—304, 13 Abb.; New York. — [Siehe auch Referate: Beurlen 1929, sowie: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, 1929: 69—70; Stuttgart.]

— (1933): Progressive change in the insect population of forests since the Early Tertiary. — The American Naturalist, 67: 385—406, 5 Tab.; New York. — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, 1940: 519—521; Stuttgart.]

Brullé, A. (1839): Sur le gisement des insectes fossiles et sur les services que l'étude de ces animaux peut fournir à la géologie. — Thèse Université Paris, 30 S.; Paris. -o-

Burmeister, H. (1831) — [Siehe: Hühnefeld (1831)]

— (1832): Handbuch der Entomologie, 1: XVI + 696 S. & Tafelbd.: 22 S., 16 Taf.; Berlin (Reimer). — [Englische Übersetzung: 1836 von Shuckard, W. E. -o-]

Burn, F. N. (1918): Insects in Burmese amber. — The Entomologist, 51: 102—103; London.

C

CAMPBELL, J. M. (1963): A fossil beetle of the genus *Hymenorus* (Coleoptera: Alleculidae) found in amber from Chiapas, Mexico. — University of California Publications in Entomology, 31/1: 41—42, Taf. 3 oben; Berkeley & Los Angeles. [n. sp.] [M]

CARPENTER, F. M. (1937): Introduction. — *In*: CARPENTER, F. M., FOLSOM, J. W., ESSIG, E. O., KINSEY, A. C., BRUES, C. T., BOESEL, M. W. & EWING, H. E.: Insects and Arachnids from Canadian amber. — University of Toronto Studies, geological Series, Nr. 40: 7—13; Toronto.

COBOS, A. (1963): Comentarios criticos sobre algunos Sternoxia fósiles del ámbar del Baltico recientemente descritos (Coleoptera). — Eos, 39/3—4: 345—355; Madrid. [n. tribus] [Ba]

COCKERELL, T. D. A. (1908): List of fossil Histeridae from the Tertiary strata. — Annals and Magazine of natural History, including Zoology, Botany and Geology, ser. 8, 2: 160—162; London.

— (1917a): Arthropods in Burmese amber. — The American Journal of Science, ser. 4, 44: 360—368, 8 Abb.; New Haven/Conn. [n. g. + n. sp.] [Bu]

— (1917b): Arthropods in Burmese amber. — Psyche, 24/2: 40—45, 6 Abb.; Boston. [n. sp.] [Bu]

— (1917c): Fossil Insects. — Annals of the entomological Society of America, 10/1: 1—22, 6 Abb.; Columbus/Ohio. [n. sp.] [Bu]

— (1917d): Insects in Burmese amber. — Annals of the entomological Society of America, 10/4: 323—329, 10 Abb.; Columbus/Ohio. [n. sp.] [Bu]

— (1920): Fossil Arthropods in the British Museum IV. — Annals and Magazine of natural History including Zoology, Botany and Geology, ser. 9, 6: 211—214, 2 Abb.; London.

CONWENTZ, H. (1890): Monographie der baltischen Bernsteinbäume. 151 S., 18 Taf.; Danzig & Leipzig (Engelmann).

CROWSON, R. A. (1960): The phylogeny of Coleoptera. — Annual Review of Entomology, 5: 111—134; Palo Alto/California.

— (1964): A review of the classification of Cleroidea (Coleoptera), with description of two new genera of Peltidae and of several new larval types. — Transactions of the Royal entomological Society of London, 116/12: 275—327, 1 Taf., 80 Abb.; London. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1965): Some thoughts concerning the insects of the Baltic amber. — *In*: XIIth International Congress of Entomology London 1964. Proceedings: 133; London.

— (1972): A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families, Cneoglossidae and Omethidae. — Revista de la Universidad de Madrid, N. S. 21/82: 35—77, 35 Abb.; Madrid.

— (1973): On a new superfamily Artematopoidea of polyphagan beetles, with the definition of two new fossil genera from the Baltic amber. — Journal of natural History, 7/2: 225—238, 11 Abb.; London. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1975): The evolutionary history of Coleoptera, as documented by fossil and comparative evidence. — Atti della Accademia nazionale italiana di Entomologia, 1975 (Atti X. Congresso nazionale di Entomologia, Sassari 1974): 47—90, 31 Abb.; Firenze.

CROWSON, R. A., ROLFE, W. D. I., SMART, J., WATERSTON, C. D., WILLEY, E. C. & WOOTTON, R. J. (1967): Arthropoda: Chelicerata, Pycnogonida, Palaeoisopus, Myriapoda, and Insecta. — The fossil Record, Pt. II, Chapter 19: 499—534; London (Geological Society). — [Order Coleoptera: S. 525—528]

CROWSON, R. A. & VIEDMA, M. G. DE (1964): Observations on the relationships of the genera *Circaeus* Yablok. and *Mycterus* Clairv., with a description of the presumed larva of *Mycterus* (Col. Heteromera). — Eos 40/1—2: 99—107, 6 Abb.; Madrid.

D

DALMAN, J. W. (1825): Om insekter inneslutne i copal; jemte beskrifning på några deribland förekommande nya slägten och arter. — Konglig Vetenskaps-academiens Handlingar för år 1825: 375—410, 1 Taf. [V]; Stockholm. [n. g. + n. sp.] [Ko]

DARLINGTON, P. J., jr. (1950): Paussid beetles. — Transactions of the American entomological Society, 76: 47—142, 206 Abb., 3 Karten; Philadelphia.

DEFRANCE, [J. L.] (1822): Insectes. (Foss.). — *In*: Dictionnaire des Sciences naturelles, 23: 524—526; Strasbourg & Paris (Levrault).

DESMAREST, [A. G.] (1828) — [Siehe: SERRES, M. DE (1828)]

DURHAM, J. W. (1956): Insect bearing amber in Indonesia and the Philippine Islands. — The Pan-Pacific Entomologist, 32/2: 51—53; San Francisco.

DURHAM, J. W. & HURD, P. D., jr. (1957): Fossiliferous amber of Chiapas, Mexico. — Bulletin of the geological Society of America, 68 (Abstracts): 1824; New York.

DYBAS, H. S. (1961): A new fossil feather-wing beetle from Baltic amber. — Fieldiana, Zoology, 44/1: 1—9, 5 Abb.; Chicago. [n. sp.] [Ba]

E

EMERSON, A. E. (1971): Tertiary fossil species of the Rhinotermitidae (Isoptera), phylogeny of genera, and reciprocal phylogeny of associated Flagellata (Protozoa) and the Staphylinidae (Coleoptera). — Bulletin of the American Museum of natural History, 146: 245—303, 15 Abb., 12 Tab.; New York.

ERICHSON, W. (1839): Bericht über die Leistungen im Gebiete der Zoologie während des Jahres 1838. IX. Insecten. — Archiv für Naturgeschichte (Hersg.: A WIEGMANN), 5. Jg., 2: 281—375; Berlin.

ERMISCH, K. (1941): Mordelliden und Scraptiiden aus baltischem Bernstein. (9. Beitrag zur Kenntnis der Mordelliden). — Entomologische Blätter, 37/5—6: 177—185, 1 Taf. [VII], 1 Abb.; Krefeld. [n. sp.] [Ba]

— (1942): *Airaphilus denticollis* n. sp. (*Donacia* spec. Helm). — Entomologische Blätter, 38/4: 128—129, 1 Abb.; Krefeld. [n. sp.] [Ba]

— (1943): Eine neue Mordellide und Scraptiide aus baltischem Bernstein. (Coleoptera: Mordellidae & Scraptiidae). (13. Beitrag zur Kenntnis der Mordelliden). — Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie aus Berlin-Dahlem, 10/1: 64—68, 3 Abb.; Berlin. [n. sp.] [Ba]

ERWIN, T. L. (1971): Fossil Tachyine beetles from Mexican and Baltic amber. With notes on a new synonymy of an extant group. (Col., Carabidae). — Entomologica scandinavica, 2/3: 233—236, 5 Abb.; Copenhagen. [n. g. + n. sp.] [Ba, M]

F

FAUCONNET, L. (1887): Un Coléoptère fossile de l'ambre. — Mémoires de la Société des Sciences naturelles de Saône-et-Loire, 6: 142—144; Chalon-sur-Saône. [n. sp.] [Ba?]

FIORI, A. (1932): Note su alcuni insetti fossili italiani. — Giornale di Geologia, 2a, 7: 47—54, 1 Taf. [III]; Bologna. [n. sp.] [Si]

FISCHER, W. (1939): Mineralogie in Sachsen von Agricola bis Werner. Die ältere Geschichte des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden (1560—1820). VIII + 347 S., 24 Taf., 18 Abb.; Dresden (Heinrich).

FOORD, A. S. (1890): Note on a collection of East Coast amber belonging to Mrs. Burwood of Yarmouth. — Transactions of the Norfolk and Norwich Naturalists' Society, 5/1: 92—95, 1 Taf.; Norwich.

FRANZ, H. (1976): Scydmaeniden (Coleoptera) aus dem baltischen Bernstein. — Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, 115: 80—85, 3 Abb.; Wien. [n. sp.] [Ba]

G

GALEWSKI, K. & GLAZEK, J. (1973): An unusual occurrence of the Dytiscidae (Coleoptera) in the siliceous flowstone of the Upper Miocene cave at Przeworno, Lower Silesia, Poland. — Acta geologica polonica, 23/3: 445—460, 2 Taf., 6 Abb.; Warszawa.

GERMAR, E. F. (1813): Insecten in Bernstein eingeschlossen, beschrieben aus dem academischen Mineralien-Cabinet zu Halle. — Magazin der Entomologie (Hersg.: E. F. GERMAR), 1: 11—18; Halle. [n. sp.] [Ba]

Gerstaecker, A. (1858): Monographie der Endomychiden, einer Familie der Coleopteren. — Entomographien. Abhandlungen im Bereich der Gliederthiere, mit besonderer Benutzung der königlich entomologischen Sammlung zu Berlin, **1**: XIV + 433 S., 3 Taf.; Leipzig (Engelmann).

Giebel, C. G. (1852): Deutschlands Petrefacten. Ein systematisches Verzeichnis aller in Deutschland und den angrenzenden Ländern vorkommenden Petrefacten nebst Angabe der Synonymen und Fundorte. XIII + 706 S.; Leipzig (Abel).

— (1856a): Die Insecten und Spinnen der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Insecten und Spinnen. — *In*: Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere, **2** (Gliederthiere), 1. Abth.: XVIII + 511 S.; Leipzig (Brockhaus). [n. sp.] [Ba]

— (1856b): Geologische Übersicht der vorweltlichen Insecten. — Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, **8**: 174—188; Berlin.

— (1862): Wirbelthier und Insektenreste im Bernstein. — Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, **20**: 311—321; Berlin & Halle. [n. sp.] [Ba = Ko]

Gistl, [J.] [*auch*: Gistel, J.] (1831): Kerfe in Copal eingeschlossen. — Isis von Oken, **1831/3**: 247—248; Leipzig. — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, **1833**: 712; Stuttgart.] [n. sp.] [Ko]

Goecke, H. (1943): Monographie der Schilfkäfer. II. Die fossilen Funde und ihre Bestimmung (13. Beitrag zur Kenntnis der Donaciinen). — Nova Acta Leopoldina, N. F. **12/86**: 339—380, 1 Taf., 45 Abb.; Halle.

Goeppert, H. R. (1883): Von den Bernstein-Coniferen, insbesondere auch in ihren Beziehungen zu den Coniferen der Gegenwart. — *In*: Goeppert, H. R. & Menge, A.: Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart, **1**: VIII + 63 S., 16 Taf.; Danzig & Leipzig (Engelmann).

Goldsmith, E. (1879): (On amber containing fossil insects). — Proceedings of the Academy of natural Sciences of Philadelphia, **1879**: 207—208; Philadelphia.

Gravenhorst, J. L. C. (1806): Monographia Coleopterorum Micropterorum. XVI + 236 + 13 S.; Göttingen (Dieterich). [n. sp.] [Ba]

— (1834) [oder 1835]: Bericht der entomologischen Section. — Übersicht der Arbeiten der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur 1834: 88—95; Breslau.

Gressit, J. L. (1963): A fossil Chrysomelid beetle from the amber of Chiapas, Mexico. — Journal of Paleontologie, **37/1**: 108—109, 1 Abb.; Tulsa/Oklahoma. — [Siehe auch Referat: Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, **1964**: 478; Stuttgart.] [n. g. + n. sp.] [M]

— (1971): A second fossil Chrysomelid beetle from the amber of Chiapas, Mexico. — University of California Publications in Entomology, **63**: 63—64, 2 Abb.; Berkeley, Los Angeles & London. [n. sp.] [M]

Grobbelaar, C. S. (1928): Enige argaiese vorme en reliekte in die suid-afrikaanse insektefouna in die lig van vorige landverbindinge en die „Verdrängungstheorie“ van Hesse. — South African Journal of Science, **25**: 340—350; Johannesburg.

Guérin-Méneville, [F. E.] [*auch:* Guérin] (1825): Insectes fossiles. — *In:* Dictionnaire classique d'Histoire naturelle (Hersg.: J. B. Bory de Saint-Vincent), **8**: 579—581; Paris (Rey & Gravier).

— (1838): (Lettre de Maravigna et note sur la lettre de Maravigna sur des insectes trouvés dans l'ambre de Sicile). — Revue zoologique par la Société cuvierienne, **1** (1838—1840): 168—170, 1 Taf.; Paris. [n. sp.?] [Si]

Guignot, F. (1931—1933): Les Hydrocanthares de France. Hygrobiidae, Haliplidae, Dytiscidae et Gyrinidae. XV + 1057 S., 7 Taf., 558 Abb.; Toulouse (Douladoure).

H

Hagedorn, M. (1906): Borkenkäfer des baltischen Bernsteins. — Schriften der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., **47**: 115—121, 12 Abb.; Königsberg. [n. sp.] [Ba]

— (1907a): Fossile Borkenkäfer. — Deutsche entomologische Zeitschrift, **1907/3**: 259—261; Berlin.

— (1907b): Kopalborkenkäfer. — Verhandlungen des Vereins für naturwissenschaftliche Unterhaltungen zu Hamburg, 13 (1905—1907): 109—112, 4 Abb.; Hamburg. [n. sp.] [Ko]

— (1908): Diagnosen bisher unbeschriebener Borkenkäfer. Erste Serie. — Deutsche entomologische Zeitschrift, 1908/3: 369—382, 29 Abb.; Berlin.

— (1909): Diagnosen bisher unbeschriebener Borkenkäfer (Col.). Zweite Serie, erste Hälfte. — Deutsche entomologische Zeitschrift, 1909/6: 733—746, 12 Abb.; Berlin.

— (1910): Coleoptera. Fam. Ipidae. — Genera Insectorum (Hersg.: P. Wytsman), 111: 178 S., 14 Taf.; Bruxelles (Verteneuil & Desmet).

— (1913): Madagassische Ipiden. — *In*: Voeltzkow, A.: Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905. Wissenschaftliche Ergebnisse 3/3: 253—258; Stuttgart (Schweizerbart). [n. sp.] [Ko]

Hagen, H. A. (1861): An entomological trip to Oxford. — Entomological weekly Intelligence, 10: 165—168; London. -o-

— (1862): Insekten im sizilianischen Bernstein im Oxforder Museum. — Entomologische Zeitung, 23/10—12: 512—514; Stettin.

— (1862—1863): Bibliotheca Entomologica, 1 (1862): XII + 566 S., 2 (1863): 512 S.; Leipzig (Engelmann).

Hammerschmidt, [C. E.] (1847): (in Bernstein eingeschlossener Käfer). — Berichte über die Mittheilungen von Freunden der Naturwissenschaften in Wien (Hersg.: W. Haidinger), 1/1—6: 39; Wien.

Handlirsch, A. (1906—1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. IX + VI + 1430 S., 14 Abb., 7 Stammbäume im Text, 3 auf besonderen Tafeln, & Tafelbd.: XL S., 51 Taf.; Leipzig (Engelmann). — [Siehe auch Referat: Wanach 1910.]

— (1908): (eine Reihe vom tiergeographischen Standpunkt interessante fossile Insekten). — Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien, 58: (205)—(207); Wien.

— (1909): (Über Relikte). — Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien, 59: (183)—(207); Wien.

— (1913): Beiträge zur exakten Biologie. — Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 122/3, Abt. I: 361—481, 1 Tab., 5 Karten; Wien.

— (1925): Palaeontologie. — *In*: Schröder, C. (Hersg.): Handbuch der Entomologie, 3: 117—306, 186 Abb.; Jena (Fischer).

Hatch, M. H. (1926): Palaeocoleopterology. — Bulletin of the Brooklyn entomological Society, N. S. 21/4: 137—144; Brooklyn.

— (1927a): A revision of fossil Gyrinidae. — Bulletin of the Brooklyn entomological Society, N. S. 22/2: 89—96, 1 Taf. [VII]; Brooklyn.

— (1927b): Studies on the Silphinae. — Journal of New York entomological Society, 35: 331—370, 1 Taf. [XVI]; New York.

Helm, O. (1886): Mittheilungen über Bernstein. XIII. Über die Insecten des Bernsteins. — Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig, N. F. 6/3: 267—277; Danzig.

— (1896): Beiträge zur Kenntnis der Insecten des Bernsteins. (Bericht über die 18. Wanderversammlung des westpreußischen botanisch-zoologischen Vereins zu Christburg). — Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig, N. F. 9 (1895—1898)/1: 220—231; Danzig.

— (1897): (thierische Einschlüsse im Succinit). (Bericht über die 19. Wanderversammlung des westpreußischen botanisch-zoologischen Vereins zu Karthaus). — Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig, N. F. 9 (1895—1898)/2: 88—89; Danzig.

— (1899): (Bemerkenswerthe Käfereinschlüsse in Succinit). (Bericht über die 21. Wanderversammlung des westpreußischen botanisch-zoologischen Vereins zu Stuhm). — Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig, N. F. 10/1: 37—38; Danzig.

Hennig, W. (1966): Einige Bemerkungen über die Typen der von Giebel 1862 angeblich aus dem Bernstein beschriebenen Insektenarten. — Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Nr. 162: 7 S.; Stuttgart.

Hills, E. S. (1957): Fossiliferous Tertiary resin from Allendale, Victoria. — Proceedings of the Royal Society of Victoria, N. S. 69: 15—18, 1 Taf. [III], 1 Abb.; Melbourne.

Hiura, I. & Miyatake, Y. (1974): Mizunami amber and fossil insects. 1. On the fossil Arthropoda in Mizunami amber from Gifu Prefecture (Pleistocene). — Bulletins of the Mizunami Fossil Museum, Nr. 1: 385—392, 2 Taf. [111 + 112]; Mizunami/Japan. — [Japanisch]

Holl, F. (1829—1831): Handbuch der Petrefactenkunde, 1—4: 489 S.; Dresden (Hilscher).

Hope, F. W. (1836): Observations on succinic insects. — Transactions of the Royal entomological Society of London, ser. 1, 1 (1834—1836): 133—147; London.

— (1837): Observations on succinic insects. Pt. II. Gums and resins. — Transactions of the Royal entomological Society of London, 1. ser, 2 (1837—1840): 46—57, 1 Taf. [VII]; London. [n. g. + n. sp.] [Ko]

— (1842): Description de quelques insectes non décrits trouvés dans la résine animé. — Magasin de Zoologie d'Anatomie comparée et Palaeontologie, 2. ser., 4: 3 S. [ohne Seitenzahl], 3 Taf. [87—89]; Paris. [n. g. + n. sp.] [Ko]

Horn, [?] (1884) — [Siehe: Anonymus (1884)]

Horn, W. (1906): Über das Vorkommen von *Tetracha carolina* L. im preußischen Bernstein und die Phylogenie der Cicindela-Arten. — Deutsche entomologische Zeitschrift, 1906/2: 329—336; Berlin.

— (1907): Brullés „*Odontochila* aus dem baltischen Bernstein" und die Phylogenie der Cicindeliden. (Col.). — Deutsche entomologische Zeitschrift, 1907/5: 461—466, 1 Abb.; Berlin.

— (1908—1915): Coleoptera. Fam. Carabidae. Subfam. Cicindelinae. — Genera Insectorum (Hersg.: P. Wytsman), 82: 486 S., 22 Taf., 1 Karte; Bruxelles (Verteneuil & Desmet).

— (1926): Carabidae: Cicindelinae. — Coleopterorum Catalogus (Hersg.: W. Junk & S. Schenkling), 1, Pars 86: 345 S.; Berlin (Junk).

Hünefeld, [L.] (1831): (über Bernsteininsekten). — Isis von Oken, 1831/10: 1100; Leipzig. — [Versehentlich hat diese Seite die Seitenzahl 2000, daher die unterschiedliche Seitenangabe bei den verschiedenen Autoren!]

Hunger, R. (1977): The magic of amber. X + 131 S., 16 Taf., 47 Abb.; London (NAG Press).

Hurd, P. D., jr., Smith, R. F. & Durham, J. W. (1962): The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico. — Ciencia, 21/3: 107—118, 2 Taf.; Mexico City.

Hustache, A. (1942): Un Curculionide de l'ambre de la Baltique. — Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, 11: 108—109, 1 Abb.; Lyon. [n. g. + n. sp.] [Ba]

J

Jablokov-Chnzorjan, S. M. (1960): Novye žestkokrylye iz baltijskogo jantarja. — Paleontologičeskij Žurnal Akademii Nauk SSSR, 1960/3: 90—101, 7 Abb.; Moskva. — [Russ.] [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1961a): Circaeidae — novoe semejstva žestkokryllych iz jantarja (Insecta, Coleoptera). — Doklady Akademii Nauk SSSR, 136/1, Paleontologija: 209—210, 1 Abb.; Moskva. — [Russ.] [n. fam., n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1961b): Novye žestkokrylye semejstva Elateridae iz baltijskogo jantarja. — Paleontologičeskij Žurnal Akademii Nauk SSSR, 1961/3: 84—97, 11 Abb.; Moskva. — [Russ.] [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1961c): Predstaviteli semejstva Helodidae (Coleoptera) iz baltijskogo jantarja. — Paleontologičeskij Žurnal Akademii Nauk SSSR, 1961/1: 108—116, 7 Abb.; Moskva. — [Russ.] [n. subfam., n. tribus, n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1962): Predstaviteli Sternoxia (Coleoptera) iz baltijskogo jantarja. Semejstva Throscidae Bach, 1849 (Trixagidae sensu Crowson). — Paleontologičeskij Žurnal Akademii Nauk SSSR, 1962/3: 81—89, 4 Abb.; Moskva. — [Russ.] [n. fam., n. subfam., n. tribus., n. g. + n. sp.] [Ba]

Jacobi, A. (1937): Bernsteininsekten. — Die Umschau, 41: 762—765, 9 Abb.; Frankfurt a. M.

Janssens, E. (1953): Cupesidae, Paussidae. — Coleopterorum Catalogus Supplementa (Hersg.: W. D. Hincks), Pars 5 (2. Aufl.): 84 S.; 's-Gravenhage (Junk).

Jeannel, R. (1942): La genèse des faunes terrestres. VIII + 513 S., 8 Taf., 213 Abb.; Paris (Presses universitaires de France).

— (1949): Les Insectes. Classification et Phylogénie. Les Insectes fossiles. Evolution et Géonémie. — *In*: Grassé, P. P. (Hersg.): Traité de Zoologie, 9: 1—110, 109 Abb.; Paris (Masson).

Jentzsch, A. (1892): Führer durch die geologischen Sammlungen des Provinzialmuseums der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg. 106 S., 75 Abb., 2 Tab.; Königsberg i. Pr. (Koch).

Jerichin, V. V. — [Siehe: Žerichin, V. V.]

Jolivet, P. (1970): Donaciinae. — Coleopterorum Catalogus Supplementa (Hersg.: W. O. Steel), Pars 51/2 (2. Aufl.): 71 S.; 's-Gravenhage (Junk).

K

Katinas, V. (1971): Amber and amber-bearing deposits of the southern Baltic area. — Department of Geology under the Council Ministers of Lithuanian SSR. Lithuanian scientific research geological Survey Institute. Transactions, 20: 1—151; Vilnius. — [Russ.; Titelblatt u. Inhaltsverzeichnis in englisch, S. 145: engl. Zusammenfassung.]

Keferstein, C. (1834): Die Naturgeschichte des Erdkörpers in ihren ersten Grundzügen dargestellt, 2. Teil. 4 + 896 S.; Leipzig (Fleischer).

Kéler, S. (1928/1929): Fossile Borkenkäfer und Bemerkungen über die Phylogenie der Gruppe. — Polskie Pismo entomologiczne, 6/3—4: 216—236, und 7/1—4: 1—43, 4 Taf., 3 Abb.; Lemberg.

Kelner-Pillault, S. (1970): L'ambre balte et sa faune entomologique avec déscription de deux Apoides nouveaux. — Annales de la Société entomologique de France, N. S. 6/1: 3—24, 2 Taf., 6 Abb., 1 Tab.; Paris.

Klausnitzer, B. (1976): Neue Arten der Gattung *Helodes* Latreille aus Bernstein (Coleoptera, Helodidae). 31. Beitrag zur Kenntnis der Helodidae. — Reichenbachia, 16 (1976—1977)/1: 53—61, 27 Abb.; Leipzig. [n. sp.] [Ba]

Klebs, R. (1889): Aufstellung und Katalog des Bernstein-Museums von Stantien & Becker, Königsberg i. Pr. Nebst einer kurzen Geschichte des Bernsteins. 103 S.; Königsberg (Hartung).

— (1890a): (Über die Fauna des Bernsteins). — Tageblatt der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte, 62: 268—271; [wechselnde Verlagsorte]. — *Außerdem in*: Biologisches Centralblatt, 10/13—14: 444—448; Leipzig & Erlangen. — [Siehe auch englische Übersetzung: Klebs 1890b.]

— (1890b): (The fauna of amber). — Annals and Magazine of natural History, including Zoology, Botany and Geology, ser. 6, 6: 486—491; London. — [Engl. Übersetzung von Klebs 1890a.]

— (1910): Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. — Schriften der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., 51: 217—242, 1 Abb.; Königsberg i. Pr. — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1912, 2: 271—272; Stuttgart.]

Kleine, R. (1912): Die geographische Verbreitung der Ipiden. — Entomologische Blätter, 8/3: 92, 8/4—5: 127—131, 8/6—7: 160—163, 8/8—9: 211—218, 8/10—11: 261—270, 8/12: 298—308; Berlin.

— (1924): Neue Arten der Gattung *Acicnemis* Lacordaire nebst faunistischen Mitteilungen. — Archiv für Naturgeschichte, 90/4, Abt. A: 148—164, 25 Abb.; Berlin. [n. sp.] [Ko]

— (1938): Coleoptera. Fam. Brenthidae (Revision). — Genera Insectorum (Hersg.: P. Wytsman), 207: 197 S., 6 Taf.; Bruxelles (Desmet-Verteneuil).

— (1940): Eine Lycide aus dem baltischen Bernstein. — Entomologische Blätter, 36/6: 179—180; Krefeld. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1941a): Nachtrag zu meiner Arbeit: „Eine Lycide aus dem baltischen Bernstein". — Entomologische Blätter, 37/1: 47, 3 Abb.; Krefeld.

— (1941b): Ein neuer Kopalbrenthide. — Entomologische Blätter, 37/1: 41, 2 Abb.; Krefeld. [n. sp.] [Ko]

Koch, C. L. & Berendt, G. C. (1854): Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Apteren der Vorwelt. — *In*: Berendt, G. C. (Hersg.): Die im

Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, 1, II. Abth.: IV + 124 S., 17 Taf.; Berlin (Nicolai).

Kolbe, H. (1925): Vergleichender Blick auf die rezente und fossile Insektenwelt Mitteleuropas, und eine Erinnerung an meine Abhandlung über „Problematische Fossilien aus dem Culm". — Deutsche entomologische Zeitschrift, **1925**/2: 147—162; Berlin.

Korschefsky, R. (1939): Abbildungen und Bemerkungen zu vier Schaufuß'schen Coleopteren aus dem deutschen Bernstein. — Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie, **6**/1: 11—12, 1 Taf.; Berlin. — [Siehe auch Referate: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, **1939**: 486, und **1940**: 348; Stuttgart.]

Kuhnt, P. (1909): Coleoptera. Fam. Erotylidae, Subfam. Erotylinae. — Genera Insectorum (Hersg.: P. Wytsman), **88**: 139 S., 4 Taf.; Bruxelles (Verteneuil & Desmet).

L

Lanterno, E. & Besuchet, C. (1966): L'ambre et ses insectes. — Revue mensuelle des Musées & Collections de la Ville de Genève, N. S. **7**/65: 8—10, 5 Abb.; Genève.

Lapouge, G. V. de (1930) — [Siehe Vacher de Lapouge, G.]

Larsson, S. G. (1962): The Copenhagen collection of amber-fossils. — Entomologiske Meddelelser, **31** (1961—1962)/4: 323—326; København.

— (1965): Reflections on the Baltic amber inclusions. — Entomologiske Meddelelser, **34** (1965—1966)/2: 135—142; København.

— (1978): Baltic amber — a palaeobiological study. — Entomonograph, **1**: 192 S., 12 Taf., 62 Abb.; Klampenborg/Denmark.

Latreille, P. A. (1829): Le règne animal distribué d'après son organisation; par M. le Baron Cuvier. — Nouvelle Edition, Revue et augmentée, **5**: XXIV + 556 S.; Paris (Deterville & Crochard).

Laurentiaux, D. (1953): Classe des Insectes (Insecta Linné, 1758). — *In*: Piveteau, J. (Hersg.): Traité de Paléontologie, **3**: 397—527, 1 Taf., 106 Abb.; Paris (Masson).

Liedtke, W. (1975): Käfer des baltischen Bernsteins. — Diplomarbeit Universität Kiel: 68 S. -o- [Bei Schlüter 1978 zitiert, bis Dezember 1979 nicht veröffentlicht.]

Lindroth, C. H. (1957): The faunal connections between Europe and North America. 344 S., 61 Abb., 9 Tab., 11 Diagramme; Stockholm (Almqvist & Wiksell).

Luna de Carvalho, E. (1961): Révision des Paussides appartenant aux tribus des Pentaplatarthrini et Hylotorini. (2^e contribution à l'étude monographique des Paussides.) (Col. Carabidae Paussinae). — Revue de Zoologie et de Botanique africaines, **63**/1—2: 1—19, 2 Taf., 1 Abb.; Bruxelles.

M

Malfatti, G. (1881): Bibliografia degli insetti fossili italiani finora conosciuti. — Atti della Socièta italiana di Scienze naturali. Museo civico di Storia naturale. **24**: 89—100; Milano.

Maravigna, [?] (1838) — [siehe: Guérin-Méneville (1838)]

Marshall, G. A. K. (1955): New South African Curculionidae (Col.). — Annals and Magazine of natural History including Zoology, Botany and Geology, ser. 12, **8**: 1—24, 14 Abb.; London.

McAlpine, J. F. & Martin, J. E. H. (1969a): Canadian amber: a paleontological treasure-chest. — The Canadian Entomologist, **101**/8: 819—838, 17 Abb., 2 Tab.; Ottawa/Ontario.

— (1969b): Canadian amber. — The Beaver, **1969**/Summer: 28—37, 17 Abb.; Winnipeg.

Menge, A. (1854): (Bemerkung zu: *Glessaria rostrata* Koch & Berendt). — *In*: Koch, C. L. & Berendt, G. C.: Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Apteren der Vorwelt. — *In*: Berendt, G. C. (Hersg.): Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, **1**, II Abth.: 118; Berlin (Nicolai).

— (1856): Lebenszeichen vorweltlicher, im Bernstein eingeschlossener Thiere. — Programm der Petrischule Danzig, **1856**: 1—32; Danzig.

Morimoto, K. (1974): Mizunami amber and fossil insects. 7. Insecta: Isoptera and Coleoptera Curculionoidea. — Bulletins of the Mizunami Fossil Museum Nr. 1: 413—414, 1 Abb.; Mizunami/Japan. — [Japanisch]

Motschulsky, V. v. (1845): Die coleopterologischen Verhältnisse und die Käfer Rußlands. — Bulletin de la Société Imperiale des Naturalistes de Moscou, 18/2: 1—131, 1 Taf.; Moscou.

— (1856): Lettre à Ménétriés, Nr. 4. — Etudes entomologiques, 5: 21—38, 1 Taf.; Helsingfors. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1868): Genres et espèces d'insectes publiés dans différents ouvrages. — Horae Societatis entomologicae rossicae, 6, Supplément: 118 S., St. Pétersbourg.

Müller, A. H. (1957): Lehrbuch der Paläozoologie, 1 (Allgemeine Grundlagen). XII + 322 S., 177 Abb.; Jena (Fischer).

— (1963): Lehrbuch der Paläozoologie, 2 (Invertebraten, Teil. 3: Arthropoda 2 — Stomochorda). XVII + 698 S., 854 Abb.; Jena (Fischer). — [2. Aufl. 1978]

N

Nunberg, M. (1959): Eine fossile Kernkäfer-Art aus der Gattung *Periommatus* Chap. (Platypodidae). — Annales zoologici, 18 (1959—1960)/8: 127—138, 2 Taf. [II + III]; Warszawa.

O

Obenberger, J. (1957): Eine neue Buprestidenart aus dem baltischen Bernstein nebst Bemerkungen über einige fossile Buprestiden. (Coleoptera: Buprestidae). — Beiträge zur Entomologie, 7/3—4: 308—316; Berlin. [n. sp.] [Ba]

Oke, C. G. (1957): Fossil Insecta from Cainozoic resin at Allendale, Victoria. — Proceedings of the Royal Society of Victoria, N. S. 69: 29—31, 1 Abb.; Melbourne. [n. sp.] [V]

Omer-Cooper, J. (1934): Notes on the Gyrinidae. — Archiwum Hydrobiologji i Rybactwa (Archives d'Hydrobiologie et d'Ichtyologie), 8: 1—26; Suwalki/Polen.

Oustalet, E. (1873): Remarques sur la note précédente. — Bulletin de la Société philomatique, ser. 6, 10: 98—99; Paris. — [Bezieht sich auf die Arbeit von Vaillant, L.: Sur un Geckotien de l'ambre jaune, S. 65—67 im selben Band der obigen Zeitschrift.]

P

Panin, S. (1955): Familia Carabidae (gen. *Cychrus* Fabricius si gen. *Carabus* Linné). — Fauna Republicii Populare Romîne, Insecta, 10, fasc. 2: 148 S., 19 Taf.; Bucuresti (Academiei Republicii Populare Romîne).

Parsons, C. T. (1939): A ptiliid beetle from Baltic amber in the Museum of comparative Zoology. —Psyche, 46/2—3: 62—64, 1 Abb.; Cambridge/Mass. [n. sp.] [Ba]

Paulian, R. (1943): Les Coléoptères. Formes — Moeurs — Rôle. 396 S., 14 Taf., 164 Abb.; Paris (Payot).

Petrunkevitch, A., Campbell, J. M., Fennah, R. G., Türk, E. & Wittmer, W. (1963): Studies of fossiliferous amber Arthropods of Chiapas, Mexico. — University of California Publications in Entomology, 31/1: 1—60, 3 Taf., 136 Abb.; Berkeley & Los Angeles. — [Siehe: Campbell 1963 sowie Wittmer 1963.]

Petrunkevitch, A. and others (1971): Studies of fossiliferous amber Arthropods of Chiapas, Mexico. Part II. — University of California Publications in Entomology, 63: 1—106, 3 Taf., 155 Abb.; Berkeley, Los Angeles & London. — [Siehe: Gressitt 1971, Rozen 1971, Seevers 1971, Spilman 1971 und Zimmerman 1971.]

Peyerimhoff, P. de (1909): Le *Cupes* de l'ambre de la Baltique (Col.). — Bulletin de la Société entomologique de France, 1909/3: 57—60, 2 Abb.; Paris.

Piton, L. E. (1940): Un Longicorne nouveau de l'ambre de la Baltique. — Bulletin de la Société entomologique de France, 45/5: 63—64; Paris. [n. sp.] [Ba]

Ponomarenko, A. G. (1971): The geological history and evolution of beetles. — *In:* XIIIth International Congress of Entomology Moscow 1968. Proceedings, 1: 281; Leningrad.

— (1973): Erster Fund eines Cupediden im Neogen Europas. (Coleoptera: Cupedidae). — Věstnik Československé Společnosti Zoologické, 37/2: 101—103, 1 Taf.; Praha.

PROTESCU, O. (1937): Etude géologique et paléobiologique de l'ambre roumain. Les inclusions organiques de l'ambre de Buzau. Première partie. — Buletinul Societatii Române de Geologie, 3: 65—110, 1 Taf., 23 Abb.; Bucuresti.

Q

QUEDENFELDT, G. (1885): Copal-Insecten aus Africa. — Berliner entomologische Zeitschrift, 29/2: 363—365; Berlin. [n. g. + n. sp.] [Ko]

QUIEL, G. (1909): Zwei neue Coleopteren aus dem baltischen Bernstein. (Eocän bzw. Unteres Oligocän). — Berliner entomologische Zeitschrift, 54 (1909—1910)/1—2 (Abhandlungen): 49—52; Berlin. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1911): Bemerkungen über Coleopteren aus dem baltischen Bernstein. — Berliner entomologische Zeitschrift, 55 (1910—1911)/3—4: 181—192; Berlin. [n. sp.] [Ba]

R

RAFFRAY, [A.] (1875): (Morceaux de gomme copal, renfermant des insectes). — Bulletin de la Société entomologique de France, 1875: CXXV—CXXVI. — *In*: Annales de la Société entomologique de France, sér. 5, 5; Paris.

RATHKE, [M. H.] (1829): (... trägt auf Untersuchung über die Bernstein-Insekten an). (Versammlung der Naturforscher und Aerzte zu Berlin im September 1828). — Isis von Oken, 1829/3—4: 413; Leipzig.

REITTER, E. (1891): Coleopterologische Notizen. — Wiener entomologische Zeitung, 10: 226—228; Wien.

ŘIHA, P. (1979): Bibliographie der tertiären Haliplidae, Hygrobiidae, Dytiscidae (inklusive Palaeogyrinidae) und Gyrinidae der Welt. — Beiträge zur Entomologie, 29/1: 267—270; Berlin.

RODENDORF. B. B. & PONOMARENKO, A. G. (1962): Otrad Coleoptera. Žestkokrylye, ili žuki. — *In*: RODENDORF, B. B. (Hersg.): Osnovy Paleontologii, 9: 241—267, 121 Abb.; Moskva (Akademija Nauk SSSR). — [Russ.]

ROZEN, J. G., jr. (1971): *Micromalthus debilis* LeConte from amber of Chiapas, Mexico. (Coleoptera: Micromalthidae). — University of California Publications in Entomology, 63: 75—76; Berkeley, Los Angeles & London.

RÜFFLE, L. & HELMS, J. (1970): Waldsteppe und Insektenwelt im Bernstein, Beispiele aus der Bernsteinsammlung des Paläontologischen Museums. — Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, math.-naturwiss. Reihe, 19/2—3: 243—249, 3 Taf., 6 Abb.; Berlin.

RÜSCHKAMP, F. (1932): Zum erdgeschichtlichen Alter unserer Coleopterenfauna. — Tijdschrift voor Entomologie, 75, Supplement: 16—20; 's-Gravenhage.

RUNGE, W. (1868): Der Bernstein in Ostpreußen. — Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge (Hersg.: R. VIRCHOW & F. v. HOLTZENDORFF), 3. Serie, Heft 55 + 56: 5 (225) — 70 (290), 1 Titelbild, 10 Abb.; Berlin.

S

SANDERSON, M. W. & FARR, T. H. (1960): Amber with insects and plant inclusions from the Dominican Republic. — Science, 131/3409: 1313; New York.

SATO, M. (1974): Mizunami amber and fossil insects. 11. A Mordellid beetle found in the Mizunami amber. — Bulletins of the Mizunami Fossil Museum, Nr. 1: 441—443, 1 Abb.; Mizunami/Japan. — [Japanisch]

SAUNDERS, W. B., MAPES, R. H., CARPENTER, F. M. & ELSIK, W. C. (1974): Fossiliferous amber from the Eocene (Claiborne) of the Gulf Coastal Plain. — Geological Society of America Bulletin, 85: 979—984, 7 Abb.; New York.

SCHAUFUSS, C. (1891): Preussens Bernstein-Käfer. Neue Formen aus der Helm'schen Sammlung im Danziger Provinzialmuseum. — Berliner entomologische Zeitschrift, 36/1: 53—64; Berlin. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1896): Preussens Bernsteinkäfer. II. Neue Formen aus der Helm'schen Sammlung im Danziger Provinzialmuseum. — Berliner entomologische Zeitschrift, 41/1: 51—54; Berlin. [n. sp.] [Ba]

Schaufuss, L. W. (1889): Einige Käfer aus dem baltischen Bernsteine. — Berliner entomologische Zeitschrift, 32 (1888)/2: 266—270; Berlin. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1890a): System-Schema der Pselaphiden, ein Blick in die Vorzeit, in die Gegenwart und in die Zukunft. — Tijdschrift voor Entomologie, 33 (1889—1890): 101—162, 5 Taf. [2—6], 1 Tab.; 's-Gravenhage. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1890b): Die Scydmaeniden des baltischen Bernsteines. — Nunquam otiosus, 3/7—8: 561—586; Dresden. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1890c): Eine Staphylinengattung aus dem baltischen Bernsteine. — Entomologische Nachrichten, 16: 69—70; Berlin. [n. g. + n. sp.] [Ba]

Schawaller, W. (1981): Pseudoskorpione (Cheliferidae) phoretisch auf Käfern (Platypodidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Pseudoscorpionidea und Coleoptera). — Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. 71: 17 S., 21 Abb.; Stuttgart. [n. sp.] [Do]

Schedl, K. E. (1939): Ambrosia beetles from copal (Scolytidae and Platypodidae). 62nd Contribution. — Annals and Magazine of natural History including Zoology, Botany and Geology, ser. 11, 4: 468—471; London. [n. sp.] [Ko]

— (1947): Die Borkenkäfer des baltischen Bernsteins. 58. Beitrag zur Morphologie und Systematik der Scolytidae und Platypodidae. — Zentralblatt für das Gesamtgebiet der Entomologie, 2/1: 12—45, 17 Abb.; Klagenfurt. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1962): New Platypodidae from Mexican amber. — Journal of Paleontology, 36: 1035—1038, 1 Taf. [146], 1 Abb.; Tulsa/Oklahoma. — [Siehe auch Referat: Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, 1964: 115; Stuttgart.] [n. sp.] [M]

— (1967): Bernsteinborkenkäfer aus dem Zoologischen Museum der Universität Kopenhagen. 247. Beitrag zur Systematik und Morphologie der Scolytoidea. — Entomologiske Meddelelser, 35/1: 85—87; København.

— (1970): Bernsteinborkenkäfer aus dem Zoologischen Museum der Universität Kopenhagen II. 261. Beitrag zur Morphologie und Systematik der Scolytoidea (Coleoptera). — Entomologiske Meddelelser, 38/1: 68—70; København.

— (1972): Monographie der Familie Platypodidae. Coleoptera. 322 S., 73 Abb.; Den Haag (Junk).

Schlechtendal, D. (1888): Mitteilungen über die in der Sammlung aufbewahrten Originale zu Germar's: „Insekten in Bernstein eingeschlossen“ mit Rücksicht auf Giebels „Fauna der Vorwelt“. — Zeitschrift für Naturwissenschaften, 61: 473—491, 3 Abb.; Halle. [n. sp.] [Ba]

Schlee, D. (1972): Bernstein aus dem Libanon. — Kosmos, 1972/11: 460—463, 2 Abb.; Stuttgart.

— (1980): Bernstein-Raritäten. Farben, Strukturen, Fossilien, Handwerk. 88 S., 145 Farbfotos; Stuttgart (Staatl. Museum f. Naturkunde in Stuttgart).

Schlee, D. & Dietrich, H. G. (1970): Fossil-Lagerstätten, Nr. 2: Insektenführender Bernstein aus der Unterkreide des Libanon. — Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 1970/1: 40—50, 2 Abb.; Stuttgart.

Schlee, D. & Glöckner, W. (1978): Bernstein. Bernsteine und Bernstein-Fossilien. — Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. C, Nr. 8: 72 S., 18 Taf., 10 Abb.; Stuttgart.

Schlüter, T. (1975): Nachweis verschiedener Insecta-Ordines in einem mittelkretazischen Harz Nordwestfrankreichs. — Entomologica germanica, 1/2: 151—161, 8 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

— (1978): Zur Systematik und Palökologie harzkonservierter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich. — Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, 9: 150 S., 13 Taf., 99 Abb., 10 Tab.; Berlin. [n. sp.] [F]

Schmalfuss, H. & Barthmeyer, H. (1931): Vererbungstheoretische Betrachtungen nebst entwicklungschemischen Untersuchungen über Vorkommen von Melanogen, insonderheit von o-Dioxybenzol-Stoff, im Organismenreich, II. — Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 58: 332—371, 1 Abb., 4 Tab.; Berlin. — [Siehe auch Referat: Andrée 1933a.]

Schmidt, A. (1910): Coleoptera Lamellicornia. Fam. Aphodiidae. — Genera Insectorum (Hrsg.: P. Wytsman), 110: 155 S., 3 Taf.; Bruxelles (Verteneuil & Desmet).

SCHWEIGGER, A. F. (1819): Beobachtungen auf naturhistorischen Reisen. VI + 127 S., 8 Taf., 12 Tab.; Berlin. — [Bemerkungen über den Bernstein: 101—127, Taf. VII + VIII.]

SCUDDER, S. H. (1885): Insecta. Insekten. — *In*: ZITTEL, K. A. (Hersg.): Handbuch der Palaeontologie, I. Abt., 2: 747—831, 181 Abb., 2 Tab.; München & Leipzig (Oldenbourg).

— (1886): Systematic review of our present knowledge of fossil insects, including Myriapods and Arachnids. — Bulletin of the United States geological Survey, Nr. 31: 128 S.; Washington.

— (1890): A classed and annotated bibliography of fossil insects. — Bulletin of the United States geological Survey, Nr. 69: 101 S.; Washington.

— (1891): Index to the known fossil insects of the world including Myriapods and Arachnids. — Bulletin of the United States geological Survey, Nr. 71: 744 S.; Washington.

SEEVERS, C. H. (1971): Fossil Staphylinidae in Tertiary Mexican amber (Coleoptera). — University of California Publications in Entomology, **63**: 77—86, Taf. 2 C-D, 3 Abb.; Berkeley, Los Angeles & London. [n. g. + n. sp.] [M]

SÉGUY, E. (1963): L'ambre. — L'Entomologiste, **19**/1—2: 1—8; Paris.

SEIDLITZ, G. (1896): Alleculidae. — *In*: ERICHSON, W. F., u. a.: Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, 1. Abth. Coleoptera, 5, 2. Hälfte, Lief. 1: 1—304; Berlin (Nicolai). [n. sp.] [Ba]

— (1898): Lagriidae, Melandryidae. — *In*: ERICHSON, W. F., u. a.: Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, 1. Abth. Coleoptera, 5, 2. Hälfte, Lief. 2: 305—680; Berlin (Nicolai). [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1899): Oedemeridae. — *In*: ERICHSON, W. F., u. a.: Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, 1. Abth. Coleoptera, 5, 2. Hälfte, Lief. 3: 681—968; Berlin (Nicolai).

SENDELIO, N. (1742): Historia Succinorum corpora aliena involventium et naturae opere pictorum et caelatorum ex Augustorum I et II cimeliis Dresdae conditis aeri insculptorum conscripta. X + 328 S., 13 Kupfertaf.; Lipsae [Leipzig] (Gleditschium).

SERRES, M. DE (1828): Note sur les Arachnides et les Insectes fossiles, et specialement sur ceux des terrains d'eau douce. — Annales des Sciences naturelles, **15**: 98—108; Paris.

— (1829): Géognosie des terrains tertiaires, ou tableau des principaux animaux invertébrés des terrains marins tertiaires, du midi de la France. XCII + 276 S., 6 Taf., 3 Tab.; Montpellier & Paris (Pomathio-Durville).

SKALSKI, A. W. (1975): Notes on the present status of botanical and zoological studies of ambers. — Atti Cooperazione interdisciplinare Italo-Polacca. (Studi e ricerche sulla problematica dell'ambre) **1**: 153—175, 12 Abb.; Roma.

SMITH, F. (1868) — [Siehe: ZADDACH, G. (1868)]

SPILMAN, T. J. (1971): Fossil *Stichtoptychus* and *Cryptorama* in Mexican amber (Coleoptera: Anobiidae). — University of California Publications in Entomology, **63**: 87—89, Taf. 3D, 2 Abb.; Berkeley, Los Angeles & London. [n. sp.] [M]

STATZ, G. (1938): Fünf neue fossile Cerambyciden-Arten aus den mitteloligocänen Ablagerungen von Rott am Siebengebirge. — Entomologische Blätter, **34**/4: 173—179, 1 Taf.; Krefeld. — [Siehe auch Referate: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, **1939**: 487, und **1940**: 348—349; Stuttgart.]

— (1939/40): Geradflügler und Wasserkäfer der oligocänen Ablagerungen von Rott. — Decheniana, **99A**: 1—102, 20 Taf., 1 Tab.; Bonn. — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, **1940**: 845; Stuttgart.]

STATZ, G. & HORION, A. (1937): Ein fossiler Ptiliidenfund aus den mitteloligocänen Ablagerungen von Rott am Siebengebirge. — Entomologische Blätter, **33**/1: 8—10, 4 Abb.; Krefeld.

STEIN, J. P. E. F. (1877): Drei merkwürdige Bernstein-Insekten. — Mitteilungen des Münchner entomologischen Vereins, **1**: 28—30; München. [n. sp.] [Ba]

— (1881): Miscellanea. A. Zwei Bernstein-Käfer. — Berliner entomologische Zeitschrift, **25**/1—2: 221; Berlin. [n. sp.] [Ba]

STROHECKER, H. F. (1953): Coleoptera. Fam. Endomychidae. — Genera Insectorum (Hersg.: P. WYTSMAN), **210**: 140 S., 5 Taf.; Bruxelles (Desmet-Verteneuil).

STROHMEYER, H. (1914): Coleoptera. Fam. Platypodidae. — Genera Insectorum, (Hersg.: P. WYTSMAN), **163**: 55 S., 12 Taf.; Bruxelles (Verteneuil & Desmet).

T

Théobald, N. (1937): Les Insectes fossiles des Terrains oligocènes de France. — Mémoires de la Société des Sciences de Nancy. — Bulletin mensuel de la Société des Sciences de Nancy, N. S. 2 bis: 1—473, 29 Taf., 17 Abb., 13 Tab.; Nancy.

Théodoridès, J. (1952): Les Coleoptères fossiles. — Annales de la Société entomologique de France, 121: 23—48, 18 Abb.; Paris.

U

Uhmann, E. (1939): Hispinen aus baltischem Bernstein. 81. Beitrag zur Kenntnis der Hispinen. (Col. Chrys.). — Bernstein-Forschungen (Hersg.: K. Andrée), Heft 4: 18—22, 1 Taf. [IV], 6 Abb.; Berlin (de Gruyter). — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, 1940: 844; Stuttgart.] [n. subfam., n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1959): Chrysomelidae: Hispinae. Hispinae Africanae, Eurasiaticae, Australicae. — Coleopterorum Catalogus Supplementa (Hersg.: W. D. Hincks), Pars 35/2 (2. Aufl.): I—IX + 155—398; 's-Gravenhage (Junk).

Ulke, T. (1947): A new genus and species of Curculionidae (Coleoptera) in Baltic amber. — Notulae naturae, Nr. 193: 7 S., 10 Abb.; Philadelphia. [n. g. + n. sp.] [Ba]

V

Vacher de Lapouge, G. (1930): Coleoptera Adephaga. Fam. Carabidae, Subfam. Carabinae. Pt. 2: Phylogénie. — Genera Insectorum (Hersg.: P. Wytsman), 192^{A}: 155—291; Bruxelles (Desmet-Verteneuil).

Voss, E. (1953): Einige Rhynchophoren der Bernsteinfauna (Col.). — Mitteilungen aus dem geologischen Staatsinstitut in Hamburg, Heft 22: 119—140, 12 Abb.; Hamburg. — [Siehe auch Referat: Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, 1953: 218; Stuttgart.] [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1957): *Archimetrioxena electrica* Voss und ihre Beziehungen zu rezenten Formenkreisen, (Col., Curc.). — Deutsche entomologische Zeitschrift, N. F. 4/1—2: 95—102, 8 Abb.; Berlin.

— (1972): Einige Rüsselkäfer der Tertiärzeit aus baltischem Bernstein. (Coleoptera, Curculionidea). — Steenstrupia, 2/11: 167—181, 14 Abb.; København. [n. g. + n. sp.] [Ba]

W

Waga, [?] (1883): Note sur un Lucanide incrusté dans le succin. (*Paleognathus* Leuthner *succini* Waga). — Annales de la Société entomologique de France, 6. sér., 3: 191—194, 1 Taf. [7/II, fig. 1 + 2]; Paris. [n. g. + n. sp.] [Ba]

Wagner, H. (1912): Coleoptera. Fam. Curculionidae, Subfam. Apioninae. — Genera Insectorum (Hersg.: P. Wytsman), 130: 109 S., 7 Taf.; Bruxelles (Verteneuil & Desmet).

— (1924): Ein neues *Apion* aus dem baltischen Bernstein. (Col. Curcul.). — Deutsche entomologische Zeitschrift, 1924/2: 134—136; Berlin. [n. sp.] [Ba.]

Wanach, B. (1910): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Von Anton Handlirsch. Leipzig. Wilh. Engelmann, 1906—1908. [Referat über Handlirsch 1906—1908]. — Berliner entomologische Zeitschrift, 54 (1909—1910)/3—4: (Abhandlungen): 145—175, 3 Taf. [III—V]; Berlin.

Wasmann, E. (1906): Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. (3. Aufl.) 530 S., 7 Taf., 54 Abb.; Freiburg (Herder).

— (1920): („über unsere Kenntnis der fossilen Paussiden“). — Tijdschrift voor Entomologie, 62 (1919): XL—XLIV; 's-Gravenhage.

— (1926a): Die Paussidengattungen des baltischen Bernsteins. (265. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen). — Zoologischer Anzeiger, 68/1—2: 25—30, 3 Abb.; Leipzig. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1926b): Die *Arthropterus*-Formen des baltischen Bernsteins. (267. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen). — Zoologischer Anzeiger, 68/9—10: 225—232; Leipzig. [n. g. + n. sp.] [Ba]

— (1927a): (Die Paussiden des baltischen Bernsteins und die Stammesgeschichte der Paussiden). — Tijdschrift voor Entomologie, 70/2: LXII—LXIX; 's-Gravenhage.

— (1927b): Aus dem Stammbuch eines uralten Geschlechtes. — Stimmen der Zeit, 58. Jg., **114/3**: 197—212, 1 Taf.; Freiburg i. Br.

— (1929a): Die Paussiden des baltischen Bernsteins und die Stammesgeschichte der Paussiden. 270. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen. — Bernstein-Forschungen (Hersg.: K. ANDRÉE), Heft 1: 1—110, 7 Taf.; Berlin & Leipzig (de Gruyter). — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Ref. III, **1930/3**: 348—349; Stuttgart.] [n. g., n. subgen. + n. sp.] [Ba]

— (1929b): Die Bernsteinpaussiden und die Stammesgeschichte der Paussiden. — *In:* X^e Congrès international de Zoologie Budapest 1927, Sect. 8, pt. 2: 1497—1515, 7 Abb.; Budapest.

— (1929c): Kritisches über Paussiden (Col.). (277. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen). — Deutsche entomologische Zeitschrift, **1929/1**: 1—27, 2 Taf.; Berlin.

WEIDNER, H. (1952): Insektenleben im Bernsteinwald. (Ein Bericht über die Bernsteinsammlung des geologischen Staatsinstitutes Hamburg). — Entomologische Zeitschrift, **62** (1952—1953)/8—9: 62—72 und **62/11**: 88, 6 Abb.; Stuttgart. — [Siehe auch Referat: Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, **1953**: 218; Stuttgart.]

— (1958): Einige interessante Insektenlarven aus der Bernsteininklusen-Sammlung des geologischen Staatsinstituts Hamburg. (Odonata, Coleoptera, Megaloptera, Planipennia). — Mitteilungen aus dem geologischen Staatsinstitut in Hamburg, Heft 27: 50—68, 1 Taf. [14], 8 Abb.; Hamburg. — [Siehe auch Referat: Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, **1959**: 203; Stuttgart.]

WEITSCHAT, W., BISMARCK, R. v., HAENEL, W. & LIERL, H.-J. (1978): Leben im Bernstein. 48 S., 40 Abb.; Hamburg (Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Hamburg).

WESTWOOD, J. O. (1833): On the Paussidae, a family of coleopterous insects. — Transactions of the Linnean Society of London, **16/3**: 607—684, 1 Taf. [33]; London. [n. g.] [Ko]

— (1838): Descriptions of some new or but imperfectly known species belonging to the coleopterous family Paussidae. — Transactions of the Royal entomological Society of London, 1. ser., 2 (1837—1840): 84—98, 2 Taf. [IX + X]; London.

— (1842): Synopsis of the coleopterous family Paussidae; with descriptions of a new genus and some new species. — Transactions of the Linnean Society of London, **19/1**: 45—52; London.

WHALLEY, P. E. S. (1980): Neuroptera (Insecta) in amber from the Lower Cretaceous of Lebanon. — Bulletin of the British Museum (Nat. Hist.), Geology Series, **33/2**: 157—164, 12 Abb.; London.

WHEELER, W. M. (1915): The ants of the Baltic amber. — Schriften der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., **55** (Abhandlungen): 1—142, 66 Abb.; Leipzig & Berlin.

WHITE, R. E. (1969): On *Crichtonia*, described as a new fossil genus of Anobiidae (Coleoptera). — Proceedings of the entomological Society of Washington, **71/4**: 597; Washington.

WILLIAMSON, G. C. (1932): The book of amber. 268 S., 6 Taf.; London (Benn). — [Siehe auch Referate: ANDRÉE 1933b, sowie: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **1933**, II: 828; Stuttgart.]

WILLIS, H. L. (1967): Bionomics and zoogeography of tiger beetles of saline habitats in the Central United States. (Coleoptera, Cicindelidae). — The University of Kansas Science Bulletin, 47: 145—313, 168 Abb., 47 Tab.; Lawrence.

WITTMER, W. (1963): A new Cantharid from the Chiapas amber of Mexico. — University of California Publications in Entomology, **31/1**:53, Taf. 3 unten rechts, 1 Abb.; Berkeley & Los Angeles. [n. sp.] [M]

Y

YABLOKOV-KHNZORYAN, S. M. — [Siehe: JABLOKOV-CHNZORJAN, S. M.]

Z

Zaddach, G. (1868): Amber; its origin and history, as illustrated by the geology of Samland. — Quarterly Journal of Science, 5/18: 167—185, 1 Taf., 1 Karte; London.

Zang, R. (1905a): Über Coleoptera Lamellicornia aus dem baltischen Bernstein. — Sitzungs-Berichte der Gesellschaft der naturforschenden Freunde zu Berlin, 1905: 197—205, 1 Taf.; Berlin. [n. sp.] [Ba]

— (1905b): Coleoptera Longicornia aus der Berendtschen Bernsteinsammlung. — Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, 1905: 232—245, 1 Taf.; Berlin. — [Siehe auch Referat: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1907, I: 323; Stuttgart.] [n. sp.] [Ba]

Žerichin, V. V. (1968): O novych nachodkach Curculionoidea iz baltijskogo jantarja. — Bjulleten Moskowskogo Obščestva ispytatelej Prirody, Otd. geol., 43: 156; Moskva. — [Russ.]

— (1971a): The zoogeographical relationships of Baltic amber Rhynchophora (excluding Scolytidae). — *In*: XIIIth International Congress of Entomology Moscow 1968. Proceedings, 1: 322—323; Leningrad.

— (1971b): O dolgonosikach (Insecta, Coleoptera) baltijskogo jantarja. — Trudy paleontologičeskogo Instituta Akademija Nauk SSSR, 130: 197—209, 5 Abb.; Moskva. — [Russ.] [n. g., n. subg. + n. sp.] [Ba]

— (1977): — [Siehe: Arnoldi, L. V., Žerichin, V. V., Nikritin, L. M. & Ponomarenko, A. G. (1977)]

Žerichin, V. V. & Sukačeva, I. D. (1973): O melovych nasekomonosnych „jantarach" (retinitach) Severa Sibiri. — *In*: Doklady na dvadcat četvertom ežegodnom ctenii pamjati N. A. Cholodkovskogo, 1—2 aprelja 1971. Voprosy paleontologii nasekomych: 3—48, 7 Abb., 11 Tab.; Leningrad (Nauka). — [Russ.]

Zimmerman, E. C. (1971): Mexican Miocene amber weevils (Insecta: Coleoptera: Curculionidae). — University of California Publications in Entomology, 63: 103—106, 5 Abb.; Berkeley & Los Angeles. [n. sp.] [M]

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 73	13 S.	Stuttgart, 1. 3. 1981

Erstnachweis einer Krabbenspinne (Thomisidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae)

First Record of a Crab Spider (Thomisidae) from Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Araneae)

Von Hirotsugu Ono, Mainz

Mit 43 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

A new spider genus, *Komisumena* n. gen., from Dominican amber (Oligocene, Dominican Republic) is described and figured (Type species: *Komisumena rosae* n. sp.). This is the first true spider recorded from Dominican amber and also the first tertiary amber thomisid from the New World.

The new genus belongs to the genus group Misumeneae of the subfamily Misumeninae. *Komisumena* is most similar to the Recent world wide distributed thomisid genus *Misumenops* F. O. Pickard-Cambridge 1900. The relationship of the new genus and some Recent genera of Misumeneae is discussed.

Zusammenfassung

Eine neue Spinnen-Gattung, *Komisumena* n. gen., aus Dominikanischem Bernstein (Oligozän, Dominikanische Republik) wird beschrieben und abgebildet (Typus-Art: *Komisumena rosae* n. sp.). Dies ist die erste echte Webespinne aus Dominikanischem Bernstein und auch die erste tertiäre Bernstein-Thomiside der Neuen Welt.

Die neue Gattung gehört zur Gattungsgruppe Misumeneae der Unterfamilie Misumeninae. *Komisumena* ähnelt der rezent weltweit verbreiteten Gattung *Misumenops* F. O. Pickard-Cambridge 1900. Die Beziehungen der neuen Gattung zu anderen rezenten Misumeneae-Gattungen werden diskutiert.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Beschreibung 3
3. Beziehungen 10
4. Lebensweise 12
5. Literatur 12

SMITHSONIAN
MAY 14 1982
LIBRARIES

1. Einleitung

Spinnentiere (Arachnida) aus Dominikanischem Bernstein sind erst in jüngster Zeit genauer untersucht worden: Scorpionida (SCHAWALLER 1979a), Amblypygi (SCHAWALLER 1979b) und Pseudoscorpionidea (SCHAWALLER 1980a, 1980b, 1981). Ein Nachweis echter Webespinnen (Araneae) hingegen ist aus diesem tertiären Harz noch nicht publiziert. In vorliegender Arbeit erfolgt nun zum ersten Mal eine Dokumentation der größten Arachniden-Ordnung Araneae an Hand einer adulten ♂ Krabbenspinne (Thomisidae) aus der Stuttgarter Bernsteinsammlung.

Herr Dr. W. SCHAWALLER [1]), Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), gab mir die Gelegenheit, die bislang einzige Krabbenspinne des Dominikanischen Bernsteins zu bearbeiten. Die Thomiside ist außerordentlich gut erhalten, so daß wichtige Details von allen Seiten beobachtet und dokumentiert werden können. Dies ist ein wesentlicher Vorteil der dreidimensionalen Erhaltungsweise der Bernstein-Inklusen. Das Fossil repräsentiert den Erstnachweis der Ordnung Webespinnen aus Dominikanischem Bernstein. Es handelt sich dabei um eine neue Gattung und Art der Unterfamilie Misumeninae, die in dieser Arbeit beschrieben werden.

Zu den aus Baltischem Bernstein beschriebenen Thomisiden (Zusammenstellung z. B. bei BACHOFEN-ECHT 1949) bestehen, soweit an Hand der Beschreibungen erkennbar, keine näheren Beziehungen. Im Mexikanischen Bernstein sind Vertreter dieser Familie bislang unbekannt (PETRUNKEVITCH 1963; 1971). NISHIKAWA (1974) bezeichnete eine Thomisiden-Art aus Japan als „Bernstein-Spinne"; sie entstammt jedoch einem subfossilen Harz des Pleistozäns (Kopal) und gehört damit nicht zu den Bernstein-Inklusen im eigentlichen Sinne. An den in pliozänen Sedimenten konservierten Thomisiden Amerikas (CUTLER 1970; LEECH & MATTHEWS 1971) sind nur ganz wenige Merkmale erhalten; diese sprechen nicht für eine engere Verwandtschaft zu der hier dokumentierten Inkluse aus Dominikanischem Bernstein.

Dank

Dr. W. SCHAWALLER, Ludwigsburg, schliff und polierte die Inkluse von verschiedenen Seiten, fertigte die Fotografie (Abb. 1) an und unterstützte mich bei der Abfassung des Manuskriptes. Dr. M. GRASSHOFF lieh mir rezentes Vergleichsmaterial des Senckenberg-Museums Frankfurt aus, und Prof. Dr. J. MARTENS stellte mir einen Arbeitsplatz am Institut für Zoologie der Universität Mainz zur Verfügung. Für diese Hilfen danke ich den genannten Herren vielmals.

Methode

Die präparative Behandlung des Bernstein-Stückes ist bei SCHLEE & GLÖCKNER (1978) näher beschrieben. Durch mehrmaliges Einbetten in Kunststoff und vorsichtiges Heranschleifen an verschiedene Untersuchungsebenen ist eine Analyse der morphologischen Merkmale von allen Seiten möglich.

---

[1]) Bernstein-Arachnida Nr. 7. — Nr. 6: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 71, 1—17 (1981). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Abkürzungen

A1	Borste auf Allatum
BA	Apophyse des Bulbus
C1	Borste auf Clypeus
do	dorsal
Fe	Femur
MAF	Mittel-Augen-Feld
GL	Gesamtlänge des Beines
HMA	Hintere Mittel-Augen
HMA—HMA	Abstand zwischen den HMA
HMA—HSA	Abstand zwischen HMA und HSA
HSA	Hintere Seiten-Augen
IA	Intermediäre Apophyse
Mt	Metatarsus
OB	Opisthosoma-Breite
OL	Opisthosoma-Länge
P1	Borste auf Prodiscus
Pa	Patella
PB	Prosoma-Breite
PL	Prosoma-Länge
pro-la	prolateral
retro-la	retrolateral
RTA	Retrolaterale Tibial-Apophyse
S1	Borste auf Mesodiscus
SB	Sternum-Breite
SL	Sternum-Länge
T1	Borste auf Metadiscus
Ta	Tarsus
Ti	Tibia
vent	ventral
VMA	Vordere Mittel-Augen
VMA—VMA	Abstand zwischen den VMA
VMA—VSA	Abstand zwischen VMA und VSA
VSA	Vordere Seiten-Augen
VTA	Ventrale Tibial-Apophyse

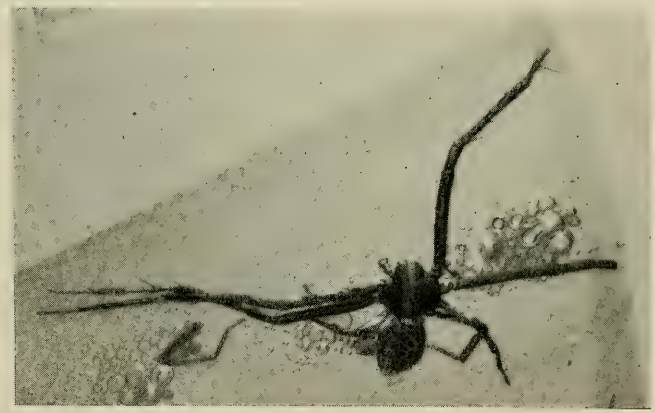


Abb. 1. *Komisumena rosae* n. gen., n. sp. (Holotypus ♂). Gesamtansicht der Inkluse von dorsal. — Körperlänge: 4,65 mm.

2. Beschreibung

Komisumena n. gen.

Typus-Art: *Komisumena rosae* n. sp.

Derivatio nominis: Der Gattungsname ist zusammengesetzt aus „Ko“ (japanisch: „alt“) und *Misumena*, die Typus-Gattung der Gattungsgruppe Misumeneae.

Diagnose: Mittelgroße Thomiside, nur ♂ bekannt. Die Gattung wird aufgrund zahlreicher Merkmale zur Unterfamilie Misumeninae gestellt (vgl. Kap. 3). Von den bekannten Gattungen dieser Unterfamilie unterscheidet sie sich durch die fehlende RTA des Palpus. Insbesondere ist *Komisumena* n. gen. mit der in Mittel- und Südamerika rezent verbreiteten Gattung *Misumenops* F. O.

Pickard-Cambridge 1900 verwandt. Nur wenige Borsten auf dem Prosoma, S1 sehr lang, A1 so lang wie A2, Borste auf Metadiscus fehlend. VSA und HSA jederseits auf gemeinsamen Augenhügel. Bein I mehr als doppelt so lang wie Bein IV. Fe I—IV mit retrolateralen Stacheln. Palpus: RTA fehlend.

Komisumena rosae n. sp.

Abb. 1—40

Holotypus: ♂ aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-2528-B-1 (Abb. 1).

Derivatio nominis: Die Art ist Rose Schawaller gewidmet, der 1979 verstorbenen Frau meines Freundes Wolfgang. Sie wird weiter in uns leben.

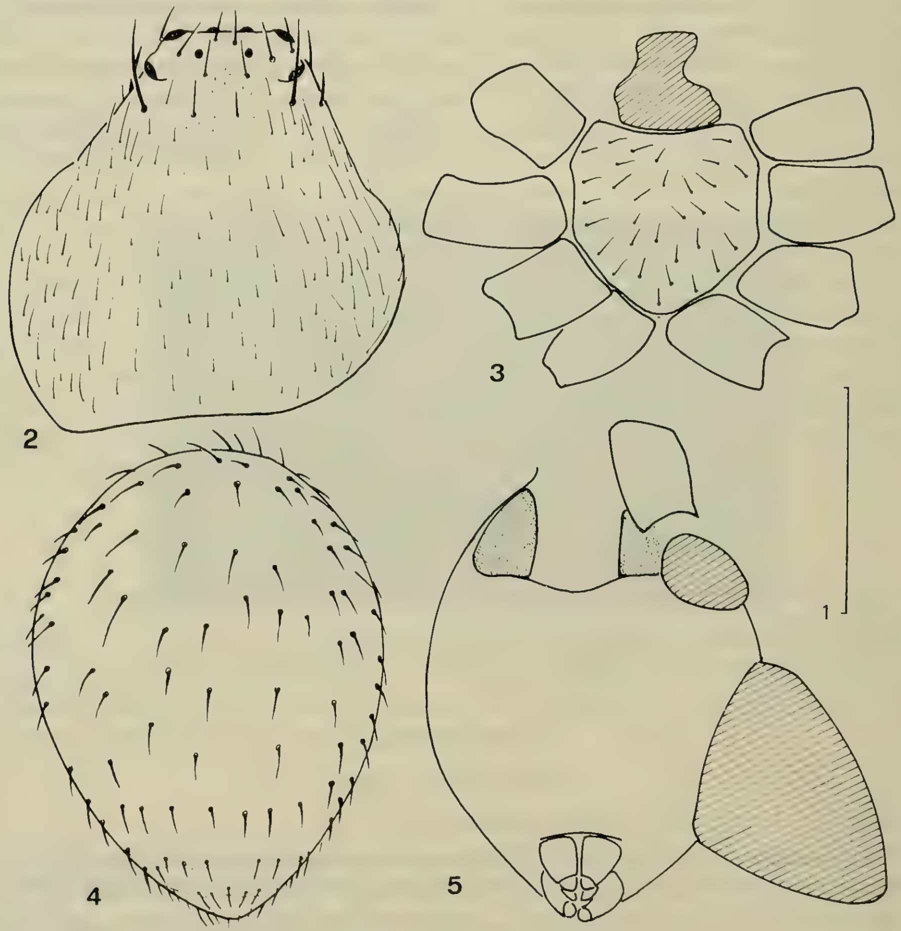


Abb. 2—5. *Komisumena rosae* n. gen., n. sp. (Holotypus ♂).
2: Prosoma von dorsal. — 3: Prosoma von ventral (Sternum und Coxen der Laufbeine). — 4: Opisthosoma von dorsal. — 5: Opisthosoma von ventral mit Spinnwarzen, Beborstung weggelassen. — Luftblasen schraffiert.

Erhaltungszustand: Das Tier ist trübungsfrei eingebettet, lediglich ventral versperren kleine Bläschen zum Teil die Sicht. Die distalen Abschnitte der rechten Beine I und II sind bereits in der Dominikanischen Republik abgeschliffen worden, das linke Bein IV ist vom Körper abgetrennt. Die übrigen Beine und der Körper sind komplett.

Diagnose: Wie Gattungsdiagnose.

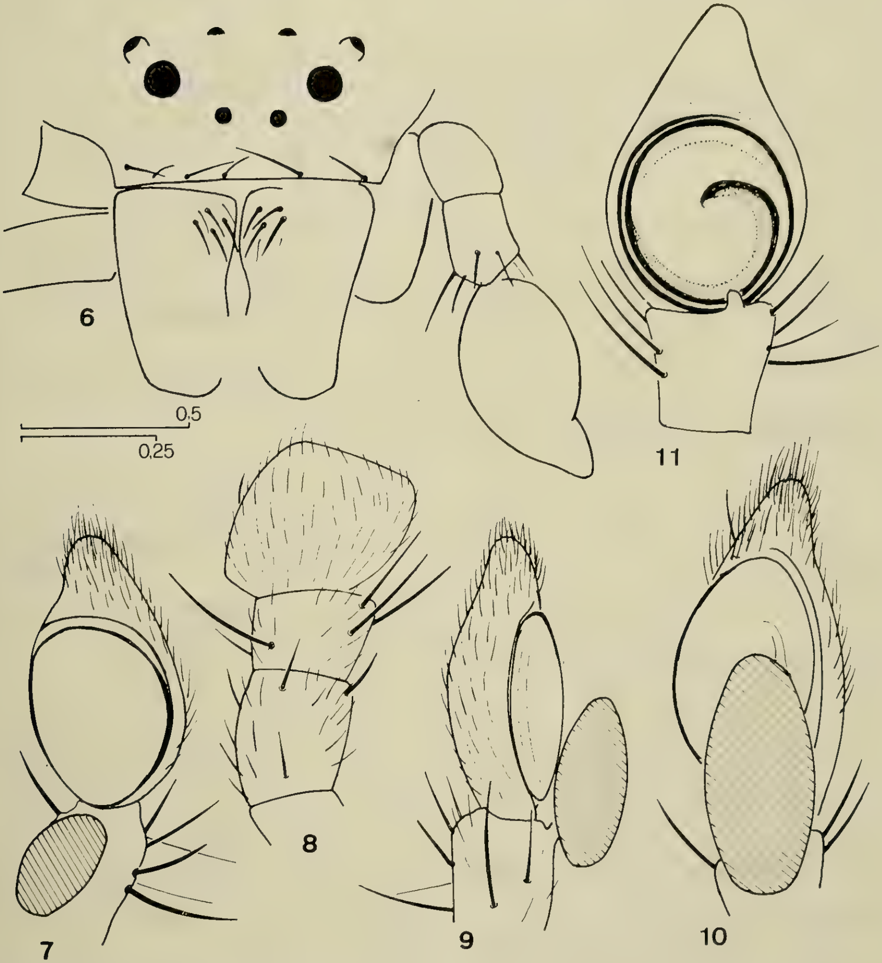


Abb. 6—11. *Komisumena rosae* n. gen., n. sp. (Holotypus ♂).
6: Kopfteil mit Augen, Cheliceren und linkem Palpus von frontal, Grundbeborstung weggelassen. — 7: Linker Palpus von schräg ventral. — 8: Linker Palpus von dorsal. — 9: Rechter Palpus von retrolateral. — 10: Rechter Palpus von schräg ventral. — 11: Rekonstruktion der ventralen Planansicht aus den Beobachtungsebenen der Abb. 7—10. — Luftblasen schraffiert.

Maße (in mm): PL 2,60; PB 2,56; OL 2,04; OB 1,48; SL 0,84; SB 0,80.

	Ta	Mt	Ti	Pa	Fe	GL
Palpus	0,60	—	0,28	0,20	0,56	1,64
Bein I	1,28	2,64	3,00	1,20	3,28	11,40
II	1,20	2,56	2,80	1,12	3,24	10,92
III	0,48	0,80	1,08	0,72	1,48	4,56
IV	0,52	1,04	1,20	0,56	1,52	4,84

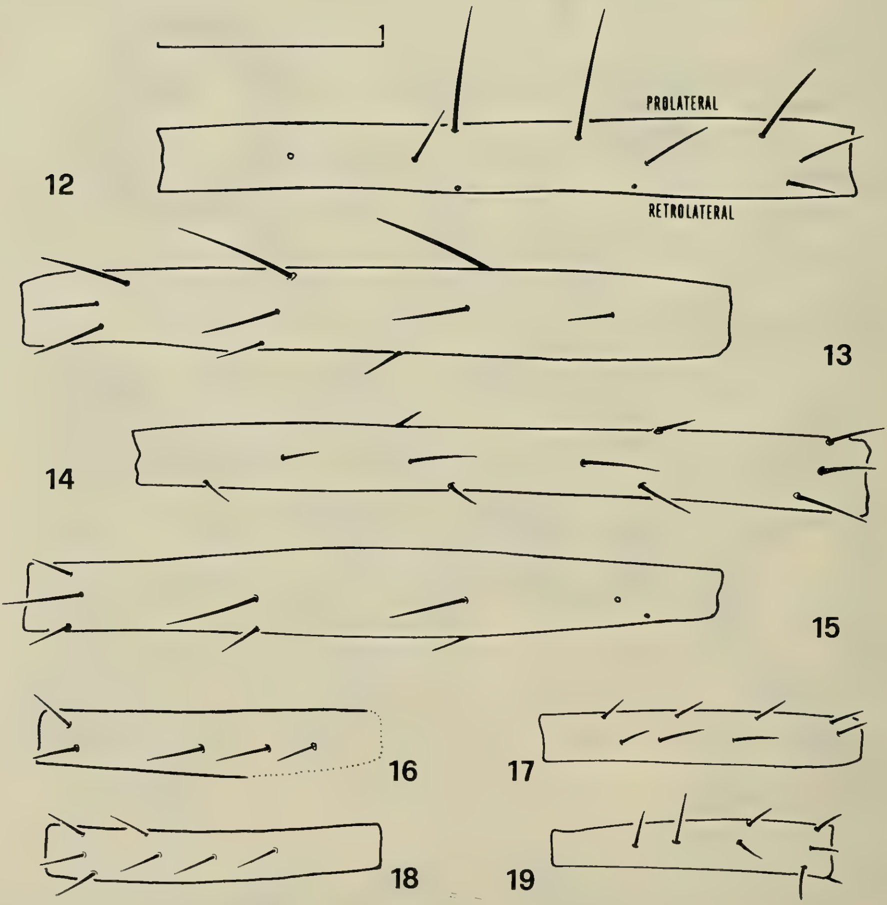


Abb. 12—19. *Komisumena rosae* n. gen., n. sp. (Holotypus ♂).
12: Rechter Fe I von dorsal. — 13: Linker Fe I von dorsal. — 14: Rechter Fe II von dorsal. — 15: Linker Fe II von dorsal. — 16: Linker Fe III von dorsal. — 17: Rechter Fe III von dorsal. — 18: Linker Fe IV von dorsal (rekonstruiert). — 19: Rechter Fe IV von dorsal.

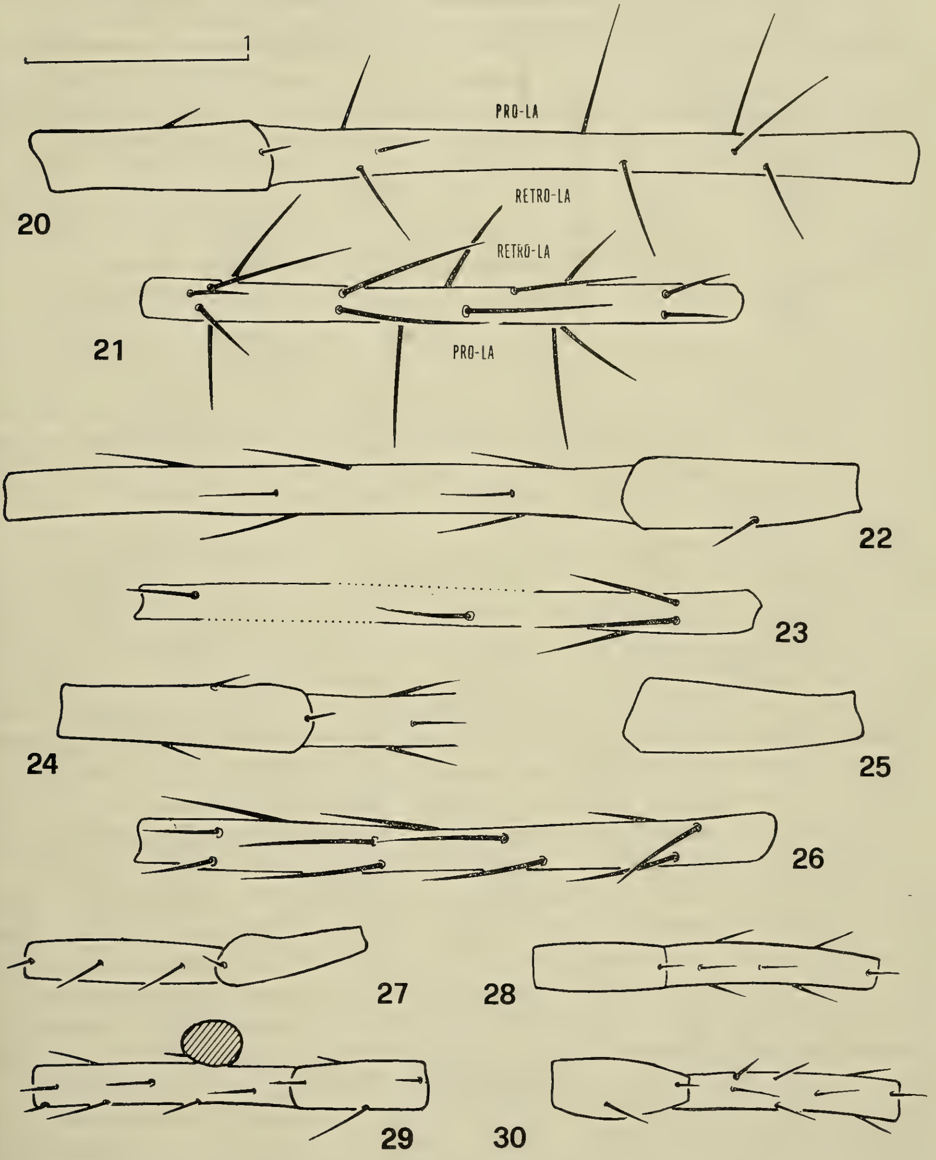

1
PRO-LA
20
RETRO-LA
RETRO-LA
21
PRO-LA
22
23
24
25
26
27
28
29
30

Abb. 20—30. *Komisumena rosae* n. gen., n. sp. (Holotypus ♂).
20: Rechte Pa und Ti I von dorsal. — 21: Rechte Ti I von ventral. — 22: Linke Pa und Ti I von dorsal. — 23: Linke Ti I von ventral. — 24: Rechte Pa und Ti II von dorsal. — 25: Linke Pa II von dorsal. — 26: Linke Ti II von ventral. — 27: Linke Pa und Ti III von dorsal. — 28: Rechte Pa und Ti III von dorsal (rekonstruiert). — 29: Linke Pa und Ti IV von dorsal. — 30: Rechte Pa und Ti IV von dorsal.

Tab. 1. Bestachelung der Laufbeine I—IV (vgl. Abb. 12—40). Wenn die Bestachelung am linken und rechten Bein verschieden ist, werden beide Angaben in einer Klammer aufgeführt; dabei bezieht sich die obere Reihe auf das linke Bein, die untere Reihe auf das rechte Bein. — 0: Kein Stachel vorhanden; —: Bein fehlt; ?: Bestachelung nicht feststellbar.

		do	pro-la	retro-la	vent
Fe	I	1-1-1-1	0-1-1-1	0-1-1-1	0
	II	1-1-1-1	0-1-1-1	1-1-1-1	0
	III	0-1-1-1-0-1	(0-0-0-0-1 0-1-1-1-1)	0	0
	IV	0-1-1-1-1	0-0-0-1-1	(0-0-0-0-1 0-0-0-1-1)	0
Pa	I	(0 0-0-1)	(0 1)	1	0
	II	(0 0-0-1)	(0 1)	(0 1)	0
	III	0-0-1	0	(0 1)	0
	IV	(1-0-1 0)	(1 0)	(1 ?)	0
Ti	I	1-1	1-1-1	(1-1-0 1-1-1)	2-2-2-2
	II	(? —)	(? —)	(1-1-1 —)	(2-2-2-2 —)
	III	1-1-1	(0 1-1)	(0 1-1)	(? 2-2-2)
	IV	1-1-1	(0-1-1-0 1-1-1-0)	(0-1-1-1 0-1-1-0)	(2-2-2 0-2-2)
Mt	I	(0 —)	(0-1-1-1 —)	(0-1-1-1 —)	(0-2-2-2 —)
	II	(0 —)	(0-1-1-1 —)	(0-1-1-1 —)	(0-2-2-2 —)
	III	0	(? 1-1-1)	(? 0-1-1)	(? 0-2-2)
	IV	0	1-1-1	(1-1-1 ?)	0-1-2

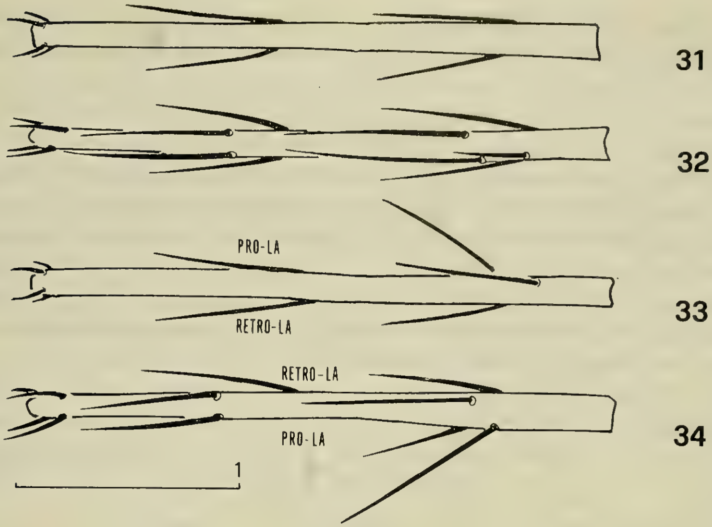


Abb. 31—34. *Komisumena rosae* n. gen., n. sp. (Holotypus ♂).
31: Linker Mt I von dorsal. — 32: Linker Mt I von ventral. — 33: Linker Mt II von dorsal. — 34: Linker Mt II von ventral.

Prosoma (Abb. 2, 6). — VSA>HSA>VMA=HMA (4:3:2:2), VMA—VMA>VMA—VSA (5:4), HMA—HMA<HMA—HSA (6:8), MAF länger als breit (12:10), vorne schmäler als hinten (9:10); beide SA auf gemeinsamen Augenhügel. Clypeus (Abb. 6) länger als VMA—VMA (7:5). Cheliceren-Zähne, Gnathocoxen und Labium nicht untersuchbar. Sternum herzförmig (Abb. 3), wenig länger als breit (21:20). — Beborstung des Prosoma, Terminologie nach Schick (1965): Im ganzen wenig entwickelt. C1-4 vorhanden, C1 und C3 länger als C2 und C4. P1, P3 und P4 vorhanden und gleichlang, P2 fehlend. S1 sehr lang, S5 vorhanden, hinter S5 ein Paar S-Borsten. A1 so lang wie A2. Andere Borsten nicht erkennbar (z. B. T-Borsten). Viele lange Haare auf dem Allatum.

♂-Palpus (Abb. 6—11). — Beide Palpen intakt, jedoch etwas verformt (Abb. 7, 10); zudem konnten sie nur schief betrachtet werden (Abb. 7—10). Ich habe aus 4 verschiedenen Ansichten beider Palpen ein rekonstruiertes Bild des linken Palpus hergestellt (Abb. 11), damit ein Vergleich in Planlage mit dem ♂-Palpus rezenter Thomisidae möglich ist. Das Besondere dieses Palpus ist das Fehlen der RTA, die sonst alle rezenten Thomisidae besitzen. Das Fehlen dieses Merkmales sehe ich als gattungsspezifisch an. VTA vorhanden, Bestachelung der Ti nur schwach. Ta ohne BA, Embolus nadelförmig spitz. Dieser einfache Typ des Hauptapparates tritt bei verschiedenen rezenten Thomisiden-Arten auf, z. B. bei *Misumenops tricuspidatus* (Fabricius 1775), *Runcinia lateralis* (C. L. Koch 1838) (Misumeneae); *Synaema globosum* (Fabricius 1775) (Diaeae); *Monaesus israeliensis* Levi 1973 (Tmareae); *Talaus triangulifer* Simon 1886 (Talaeae); *Holopelus* sp. (Bomeae); *Simorcus capensis* Simon 1895 (Strophiinae: Ceraarachneae).

Beine (Abb. 12—40). — 1243; Zähne der Tarsal-Krallen: I-II 3, III-IV 2. Bürstenhaare am Tarsalende gut entwickelt (Abb. 39). Bestachelung der Beine vgl. Tab. 1.

Opisthosoma (Abb. 4, 5). — Eiförmig mit kräftigen Haaren. Spinnwarzen (Abb. 5) kurz und kegelförmig, keine Unterschiede zu Rezenten bemerkbar.

3. Beziehungen

Die Gattung *Komisumena* n. gen. gehört zur Unterfamilie Misumeninae und im Sinne Simon's (1895) zur Gattungsgruppe Misumeneae. Gewiß steht die neue Gattung den Misumeneae näher als den Diaeae, dafür sprechen die erheblichen Längen der vorderen zwei Beinpaare. Das Längenverhältnis von Bein I zu Bein IV (α) ist bei der Gruppe Misumeneae 1,6 — 3,0; d. h. Bein I ist bedeutend länger als Bein IV. Vergleichsweise ist das Verhältns α bei *Komisumena* n. gen. 2,4 — bei der Gruppe Diaeae 1,1—1,8.

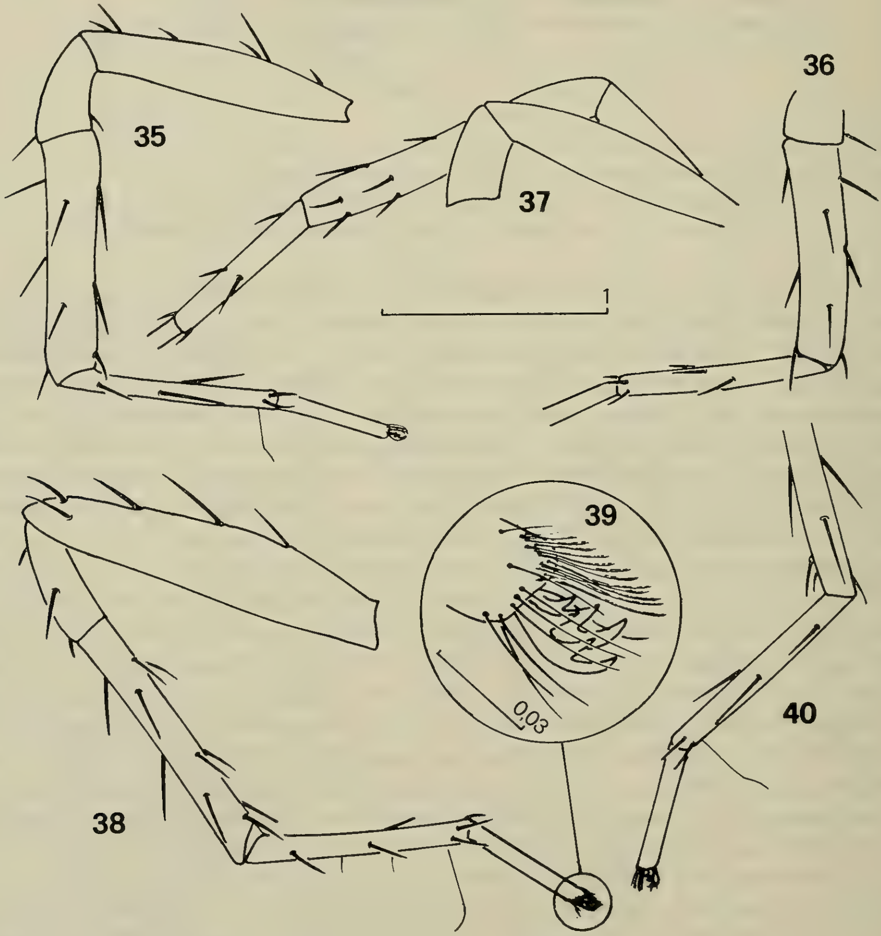


Abb. 35—40. *Komisumena rosae* n. gen., n. sp. (Holotypus ♂).
35: Rechtes Bein III von prolateral. — 36: Rechtes Bein III von retrolateral. — 37: Rechtes Bein IV von prolateral. — 38: Linkes Bein IV von retrolateral. — 39: Apikaler Teil des Ta IV von retrolateral. — 40: Linkes Bein IV von prolateral.

Heute sind 15 Gattungen in der Gattungsgruppe Misumeneae anerkannt: *Misumena* Latreille (weltweit verbreitet), *Misumenops* F. O. Pickard-Cambridge (weltweit), *Misumenoides* F. O. Pickard-Cambridge (neuweltlich), *Thomisus* Walckenaer (altweltlich), *Pistius* Simon (paläarktisch), *Runcinia* Simon (paläotropisch), *Runcinioides* Mello-Leitao (Brasilien), *Odontoruncinia* Caporiacco (Guiana), *Carcinarachne* Schmidt (Ecuador), *Cyriogonus* Simon (Madagaskar), *Loxoporetes* Kulczynski (Neu Guinea), *Massuria* Thorell (asiatisch), *Plancinus* Simon (Asien, Südamerika), *Wittickius* Mello-Leitao (Guiana) und *Zygometis* Simon (asiatisch).

Bei den letzten 5 Gattungen ist das ♂ nicht bekannt, aber mit den ♀ dieser Gattungen hat *Komisumena* nichts gemein. Die *Komisumena* ähnlichste rezente Gattung ist *Misumenops*. Diese Gattung ist weltweit verbreitet; etwa 70 % der bekannten ca. 100 nominellen Arten leben in den gemäßigten und tropischen Gebieten Nord- und Südamerikas; damit ist *Misumenops* eine der wichtigsten Vertreter der Thomisidae in der Neuen Welt. Ich konnte eine der rezenten amerikanischen Arten untersuchen und mit der Inkluse *Komisumena rosae* vergleichen.

Vergleichsmaterial: *Misumenops dubius* Keyserling 1880, ♂, USA, Texas, Edinburg, Gertsch det., ohne Datum (Inv.-Nr. des Senckenberg-Museums Frankfurt: SMF 9673/5; Abb. 41—43).

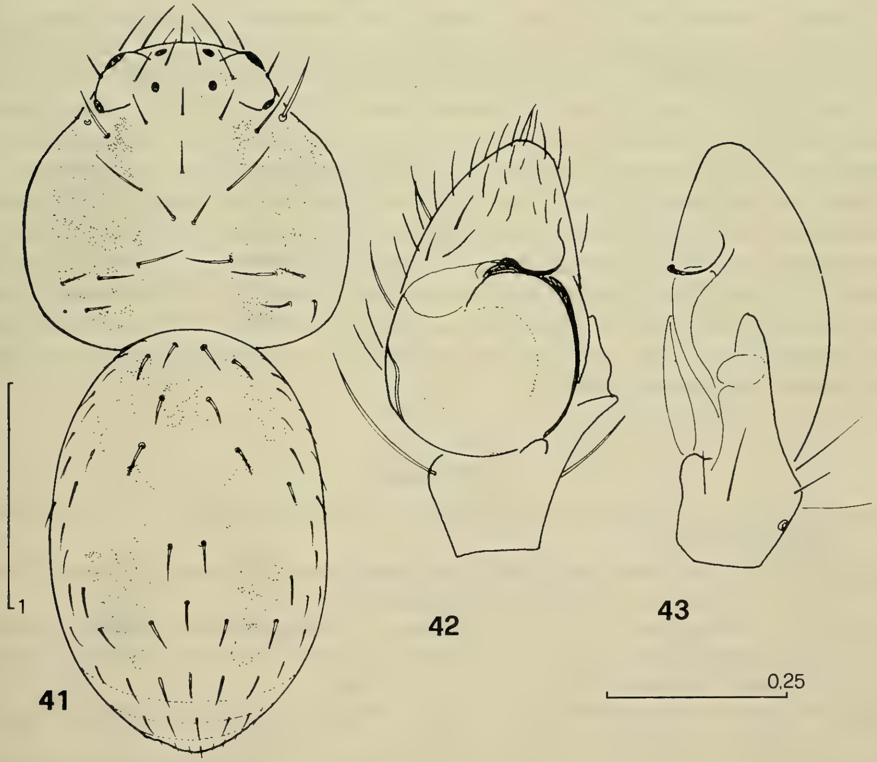


Abb. 41—43. *Misumenops dubius* Keyserling 1880 (♂).
41: Pro- und Opisthosoma von dorsal. — 42: Linker Palpus von ventral in Planlage. — 43: Linker Palpus von retrolateral.

Auf den ersten Blick sind bei *Komisumena rosae* und *Misumenops dubius* einige Merkmale ähnlich: Form des Pro- und Opisthosoma (Abb. 2, 4, 41), relative Länge des ersten Beines (*rosae* a = 2,4 — *dubius* a = 2,7) und die Augenstellung (Abb. 2, 6, 41). Aber bei anderen Merkmalen werden deutliche Unterschiede bemerkbar: *Komisumena rosae* hat viele lange Haare auf beiden Seiten (Allatum) des Prosoma, bei *Misumenops dubius* inserieren keine Haare, sondern gut entwickelte A-Borsten. S1 ist bei *Komisumena rosae* verhältnismäßig länger. Die Stacheln der Beine sind beim *Misumenops*-♂ rückgebildet: Ti I—II vent stachellos, nur mit Haaren; Mt I—II vent 0-2-2; Ti und Mt III—IV vent stachellos. Bei *Komisumena* Ti I—II vent 2-2-2-2; Mt I—II vent 0-2-2-2; Ti und Mt III—IV vent 2-2-2. Die Stacheln der Beine neigen zur Rückbildung in der Gattungsgruppe Misumeneae, im Gegensatz zu den Diaeae. RTA als wichtiges Diagnose-Merkmal beim Palpus von *Misumenops* gut entwickelt (Abb. 42—43), bei *Komisumena* jedoch fehlend (Abb. 11).

4. Lebensweise

Krabbenspinnen fertigen kein Fanggewebe, sondern lauern ohne Netz in verschiedenen Biotopen auf Beute: auf Wiesen, auf Büschen und Bäumen, unter Steinen sowie in der Bodenstreu. Das bevorzugte „Jagdrevier“ ist von Gattung zu Gattung verschieden: z. B. ist *Oxyptila* ein Bodentier; *Xysticus* räubert auf dem Boden und auf niedrigen Pflanzen; *Tmarus, Synaema, Thomisus* und *Misumenops* jagen auf Blüten. *Coriarachne fulvipes* (Karsch 1879) habe ich in Japan oft unter Rinden von Kiefern gefunden; diese Krabbenspinne hat einen außergewöhnlich flachen Körper, mit dem sie sich an die Spalten der Baumrinden angepaßt hat. *Diaea dorsata* (Fabricius 1781) überwintert unter Baumrinden.

Nach der Morphologie, vor allem auf Grund der langen Beine I und II, gehört *Komisumena rosae* zu jenen Thomisiden, die wie die meisten Krabbenspinnen auf Wiesen und in der Strauchschicht jagen. Wahrscheinlich lebte die Art im Tertiär auf niedrigen Pflanzen und lauerte auf Blättern und Blüten nach Beute. Dabei wurde vorliegendes Exemplar zufällig in flüssiges Harz eingeschlossen und konserviert; es ist unwahrscheinlich, daß das Tier ständig an den harzproduzierenden Bäumen lebte.

5. Literatur

Bachofen-Echt, A. (1949): Der Bernstein und seine Einschlüsse. — 204 S.; Wien (Springer).

Cutler, B. (1970): A fossil crab spider from west-central Wyoming (Araneae. Thomisidae). — Ent. News, **81**: 38—40; Philadelphia.

Leech, R. & Matthews, J. V. (1971): *Xysticus archaeopalpus* (Arachnida: Thomisidae), a new species of crab spider from pliocene sediments in Western Alaska. — Canad. Entomol., **103**: 1337—1340; Ontario.

Nishikawa, Y. (1974): Amber spiders from Mizunami, Japan. — Bull. Mizunami Fossil Mus., **1**: 401—406; Mizunami-City. — [Japanisch]

Petrunkevitch, A. (1963): Chiapas amber spiders. — Univ. Calif. Publ. Ent., **31**: 1—40; Berkeley.

— (1971): Chiapas amber spiders II. — Univ. Calif. Publ. Ent., **63**: 1—44; Berkeley.

Schawaller, W. (1979): Erstnachweis eines Skorpions in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionida). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **45**, 15 S.; Stuttgart. — [1979a]

— (1979): Erstnachweis der Ordnung Geißelspinnen in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Amblypygi). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **50**, 12 S.; Stuttgart. — [1979b]

— (1980): Erstnachweis tertiärer Pseudoskorpione (Chernetidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **57**, 20 S.; Stuttgart. — [1980a]

— (1980): Fossile Chthoniidae in Dominikanischem Bernstein, mit phylogenetischen Anmerkungen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **63**, 19 S.; Stuttgart. — [1980b]

— (1981): Pseudoskorpione (Cheliferidae) phoretisch auf Käfern (Platypodidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Pseudoscorpionidea und Coleoptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **71**, 17 S.; Stuttgart.

Schick, R. X. (1965): The crab spiders of California (Araneida, Thomisidae). — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **129**: 1—180; New York.

Schlee, D. & Glöckner, W. (1978): Bernstein. — Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **8**, 72 S., 16 Farbtaf.; Stuttgart.

Simon, E. (1895): Histoire naturelle des Araignées. 2. Aufl., **1** (4): 949—1068; Paris.

Anschrift des Verfassers:

H. Ono, Institut für Zoologie der Universität, Saarstr. 21, D-6500 Mainz.

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

7

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 74	33 S.	Stuttgart, 1. 3. 1981

Ichthyolaria densicostata n. sp., eine charakteristische Foraminifere des Unteren Lias Mitteleuropas

Ichthyolaria densicostata n. sp., a new species of Foraminifera characteristic of the Lower Lias

SMITHSONIAN
MAY 14 1982
LIBRARIES

Von Johann Hohenegger, Wien

Mit 2 Tafeln, 8 Abbildungen und 6 Tabellen

Zusammenfassung

Die berippten Vertreter der Gattung *Ichthyolaria* aus dem basalen Lias lassen sich anhand von morphometrischen Untersuchungen deutlich von den jüngeren Arten unterscheiden. Von diesen zeigt *Ichthyolaria sulcata* die meisten Übereinstimmungen mit der neubeschriebenen Form, unterscheidet sich von ihr aber durch die wesentlich gröbere Berippung. *Ichthyolaria densicostata* zeichnet sich durch eine dichte und feine Berippung aus, außerdem sind die Gehäuse flacher als die verwandten Formen *Ichthyolaria sulcata, I. terquemi* und *I. squamosa.* Neben *Ichthyolaria densicostata* treten im Hettangium Mitteleuropas keine anderen Ichthyolarien auf; sie wird im Sinemurium übergangslos von *Ichthyolaria sulcata* abgelöst und scheint dadurch großen stratigraphischen Wert zu besitzen.

Summary

The Lower Liassic representatives of the genus *Ichthyolaria* can be sharply distinguished from the later species on the strength of morphometric investigations. Most qualities of *Ichthyolaria sulcata* correspond to those of *Ichthyolaria sulcata,* albeit the former is characterized by much coarser ribs. *Ichthyolaria densicostata* is marked by dense and fine ribs; moreover its shells are flatter than those of the related forms of *Ichthyolaria sulcata, I. terquemi,* and *I. squamosa.* Beside *Ichthyolaria densicostata* there are no other related species during Hettangian; in the Sinemurian *Ichthyolaria densicostata* is replaced by *Ichthyolaria sulcata* without connecting links and is thus of extraordinary stratigraphic value.

1. Einleitung

Die Foraminiferen der Gattung *Ichthyolaria* sind in den Proben von Sedimentgesteinen der oberen Trias und des unteren Jura häufig anzutreffen. Besonders die berippten Formen können durch ihre Evolution in dem oben erwähnten Zeitabschnitt als gute Leitfossilien verwendet werden.

In der Phase der Erstbeschreibung und Dokumentation liassischer Foraminiferen in der Mitte bzw. zu Beginn der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts wurde eine Fülle von Arten aufgestellt (vgl. Bornemann 1854, Terquem 1858, Burbach 1886). Zu dieser Zeit wurde ein morphologisch-typologisches Artkonzept vertreten, das wegen einer unzureichenden Beachtung der Variabilität die Gefahr in sich birgt, künstliche Gruppierungen zu schaffen. Trotz dieses Mangels wurde schon von Berthelin (1879) die mit der geologischen Zeit korrelierte Merkmalsänderung bei den berippten Ichthyolarien des Lias erkannt. Den taxonomischen Niederschlag fanden diese Erkenntnisse erst bei Macfadyen (1941), der die einzelnen Formtypen, die seiner Meinung nach in einem graduellen Zusammenhang standen, nur in den Rang von Unterarten stellte. Seine Gliederung in 2 Arten mit Unterarten wurde von Nørvang (1957) auch noch mit Blickpunkt auf die stratigraphische Auswertbarkeit verfeinert.

Im selben Jahr veröffentlichte Barnard (1957) eine Arbeit über diese Gruppe, in der er die hohe Variabilität und deren unterschiedliche phänotypische Auswirkungen erkannte und gleichzeitig feststellte, daß sich diese Variabilität nur schwer in ein morphologisch-typologisches Artkonzept fassen läßt. Barnard ging so weit, daß er für solche hoch variablen und gleichzeitig evoluierenden Gruppen den Begriff eines Plexus einführte (Barnard 1950). Der gesamte Plexus wird mit einem einzigen Artnamen belegt, alle Varianten werden als Formen bezeichnet. Obwohl die Ausführungen Barnard's einsichtig erscheinen, folgte von den späteren Autoren keiner seinem Konzept. Wenn schon Formen zusammengefaßt und Gruppen benannt werden mußten, so hielt man sich entweder an das Unterarten-Konzept Nørvang's (vgl. Brouwer 1969), oder man blieb den morphologisch-typologischen Konzepten treu (vgl. Ruget 1967).

Von allen Bearbeitern wurde bei der Beschreibung und Differenzierung der einzelnen Arten bzw. Unterarten besonderer Wert auf die Skulptur gelegt, während alle anderen Gehäusemerkmale vernachlässigt wurden. Darüber hinaus wurde nicht überprüft, ob zwischen den einzelnen Arten bzw. Unterarten hinsichtlich der diagnostischen Merkmale tatsächlich Diskontinuitäten vorliegen, so daß alle Gruppierungen als willkürlich (sensu Simpson 1961: 114—119) betrachtet werden müssen.

Von Hohenegger (1980) wurden morphometrische und taxometrische Untersuchungen an den berippten Ichthyolarien des Lias durchgeführt, um festzustellen, ob Diskontinuitäten vorliegen, und welche Merkmale tatsächlich zur Unterscheidung der Gruppen beitragen. Dabei stellte sich heraus, daß die Plexus-Hypothese von Barnard (1957) in großen Zügen stimmt, daß jedoch 4 Gruppen deutlich voneinander zu trennen sind. Zwischen ihnen bestehen größere Diskontinuitäten, die sich — mit einer Ausnahme — nicht in eine gleitende Evolution („phyletic gradualism") überführen lassen, da sie durch ein plötzliches Auftreten bedingt sind. Somit ist man berechtigt, besonders unter Annahme eines biologischen Artkonzeptes, diese 4 Gruppen als getrennte Arten zu unterscheiden. Von diesen lassen sich drei mit den Holotypen bereits beschriebener Arten vergleichen. Es sind dies die Formen der *Ichthyolaria terquemi* (d'Orbigny, 1849), *Ichthyolaria sulcata* (Bornemann, 1854) und *Ichthyolaria squamosa* (Terquem & Berthelin, 1875).

Bis auf Barnard (1957) fiel keinem der Bearbeiter auf, daß sich die gleichmäßig berippten Ichthyolarien des untersten Lias (Hettangium) von den mit zahlreichen Rippen versehenen Formen des oberen Unterlias und des Mittellias deutlich unterscheiden. Bei gleicher Gehäusegröße sind die tiefliassischen Formen wesentlich dichter berippt als die jüngeren Vertreter dieser Gattung *(Ichthyolaria sulcata).* Die gleichfalls mit zahlreichen Rippen versehene *Ichthyolaria squamosa* aus dem mittleren Lias unterscheidet sich von der älteren Form in erster Linie durch die wesentlich kleineren Gehäuse.

Da mit Ausnahme von Barnard (1957) kein Bearbeiter diese Unterschiede bemerkte, konnten sie auch taxonomisch nicht zur Auswirkung kommen. Deshalb wird aus der Gruppe der *Ichthyolaria sulcata* ein Teil als eigene Art ausgegliedert.

Von Hohenegger (1980) wurden die Arten *Ichthyolaria sulcata, I. terquemi* und *I. squamosa* genau analysiert, wobei die Unterschiede zwischen den Arten in jedem Merkmal auf ihre Signifikanz überprüft werden konnten. Will man nun die neu zu beschreibende Art mit den übrigen Arten vergleichen, so müssen ihre Vertreter nach den selben Kriterien wie bei den drei anderen Arten beurteilt werden. Welche Merkmale und Parameter dabei verwendet wurden, soll im folgenden ausgeführt werden.

Dank

Für das Zustandekommen dieser Arbeit möchte ich besonders den Herren Dr. Max Urlichs (Ludwigsburg) und Rudolf Wytek (Wien) danken. Herr Urlichs hatte die mühevolle Arbeit auf sich genommen, aus der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart alle Proben mit liassischen Ichthyolarien herauszusuchen und die Gattung von den anderen Foraminiferen zu separieren. Bei der Anwendung des statistischen Programmpaketes SPSS war mir mein Freund R. Wytek sehr behilflich, der außerdem noch durch fruchtbare Diskussionen zum Gelingen dieser Arbeit beitrug.

2. Material und Methodik

Das Material zu vorliegender Arbeit wurde zum Teil vom Autor selbst gesammelt, zum Teil konnte auf das Sammlungsmaterial des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart zurückgegriffen werden. In der Museumssammlung enthielten zwei Proben aus dem Schwarzjura α 1 und α 2 (Coll. Feifel) Individuen der hier beschriebenen Art. Die eine stammt von Eßlingen-Sulzgries, eh. Steinbruch an der Kelter (Schwarzjura α 1, unteres Drittel), die andere von Stuttgart-Degerloch, Waldstraße (Schwarzjura α 2, untere Hälfte). Aus dem großen Steinbruch des Ortes Xeuilley bei Nancy (NE-Frankreich) stammt die vom Autor gesammelte Probe. Sie wurde dort den Mergelzwischenlagen der Kalk-Mergel-Folge an der Basis des Steinbruches entnommen und ist in das höhere Hettangium einzustufen.

Die Gehäuse der Ichthyolarien wurden in einem Durchlichtmikroskop der Firma Zeiss fotografiert, wobei als Aufhellungsmedium Tetrachlorkohlenstoff diente. Anschließend erfolgten die Aufnahmen der Gehäuse im Rasterelektronenmikroskop. Die morphometrischen Untersuchungen wurden nicht an den Objekten selbst, sondern an den Fotos durchgeführt. Zur Vermeidung von groben und subjektiven Meßfehlern wurden die selben Meßverfahren wie bei den jüngeren Ichthyolarien (vgl. Hohenegger 1980: 22—23) angewendet. Der statistische Fehler ist gering und wird durch einige der unten beschriebenen statistischen Verfahren (Variablen 5, 6; Gleichungen 7—14), die Ausgleichskurven in der Meßfehlerberechnung ähneln, bedeutungslos.

Für die rechnerischen Operationen konnte auf Programme, die einerseits von Hohenegger (1980) für einen Tischrechner des Typs Texas Instruments TI 59 erstellt wurden, andererseits im statistischen Programmpaket dieser Firma vorlagen, zurückgegriffen werden. Komplexe statistische Analysen wurden am CDC-73 Computer des Interfakultären Rechenzentrums der Universität Wien durchgeführt.

Die Typen und das bearbeitete Material zu dieser Arbeit werden am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart aufbewahrt.

3. Morphometrie

In einer taxonomischen Analyse müssen möglichst viele Merkmale berücksichtigt werden, da a priori nicht festzustellen ist, welche von ihnen zur Unterscheidung von homogenen Gruppen den größten Beitrag liefern. Solche mit dem neutralen Ausdruck Gruppen belegte Einheiten stellen morphologisch bzw. phänotypisch homogene „Klassen“ dar; ihre taxonomische bzw. systematische Wertigkeit kann von Teilen einer Population über Deme und Unterarten bis zu den höheren taxonomischen Kategorien reichen.

In der Arbeit von Hohenegger (1980) wurde versucht, möglichst alle verfügbaren Gehäusemerkmale der berippten Ichthyolarien zu erfassen. Dies wurde dadurch ermöglicht, daß sich die Gehäuseform und Skulptur der liassischen Ichthyolarien mit mathematischen Funktionen beschreiben lassen. Im folgenden werden zur besseren Übersicht die einzelnen Merkmale in eine numerische Folge gestellt. Nach jedem Merkmal erfolgt die Aufstellung einer mathematischen Funktion, welche das Merkmal beschreibt. Für jeden mathematischen Parameter, der in die taxonomische Analyse eingeht, wird ein eigener Variablenname verwendet und in verkürzter Form in Blockschrift angegeben. Bei den weitergehenden Analysen wird nurmehr auf diesen Variablennamen zurückgegriffen. Außerdem ist noch der Unterschied zwischen den Begriffen Merkmal und Variable, wie er in vorliegender Arbeit Verwendung findet, zu beachten. Unter einem Merkmal soll hier ein abgegrenzter Teil der Morphologie verstanden werden, während die Variable sich nur auf den abstrakten mathematischen Parameter der Funktionsgleichung bezieht, durch die das Merkmal geometrisch beschrieben werden kann.

Merkmal 1: Gehäusedicke

Variable 1: Parameter DICKE $= \dfrac{\text{maximale Gehäusedicke}}{\text{maximale Gehäusebreite}}$

Für Vergleiche zwischen den einzelnen Individuen ist es von Bedeutung, ob dieser Parameter während der Ontogenie, abgesehen von statistischen Schwankungen, gleichbleibt oder ob er sich ändert. Eine Überprüfung war aus meßtechnischen Gründen nicht möglich. Nur bei einem Vergleichsexemplar konnte festgestellt werden, daß kein isometrisches Wachstum vorliegt. Da in der Natur allometrisches Wachstum die Regel ist, darf man es auch hier annehmen. Während des Gehäusewachstums ändert sich der oben erwähnte Parameter. Es zeigt sich aber, wie später beim Gehäusewachstum näher erläutert wird, daß die Kammerbreite im Lauf der Ontogenie kein uneingeschränktes Wachstum aufweist, sondern einen Maximalwert erreicht. Beim Überschreiten dieses Wertes nimmt die Kammerbreite wieder ab. Das bedeutet jedoch, daß diese maximale Kammerbreite vom jeweiligen Wachstumsstadium unabhängig ist. Weiters stellt sich sowohl bei den hier untersuchten, als auch bei den früher analysierten Gehäusen heraus (vgl. HOHENEGGER 1980: Abb. 7—9), daß bei fast allen untersuchten Individuen (> 82 %) dieser Extremwert erreicht oder überschritten wurde. Somit ist die Variable DICKE für Vergleiche zwischen den Individuen als Maßzahl zur Erfassung des Merkmals Gehäusedicke besonders gut geeignet.

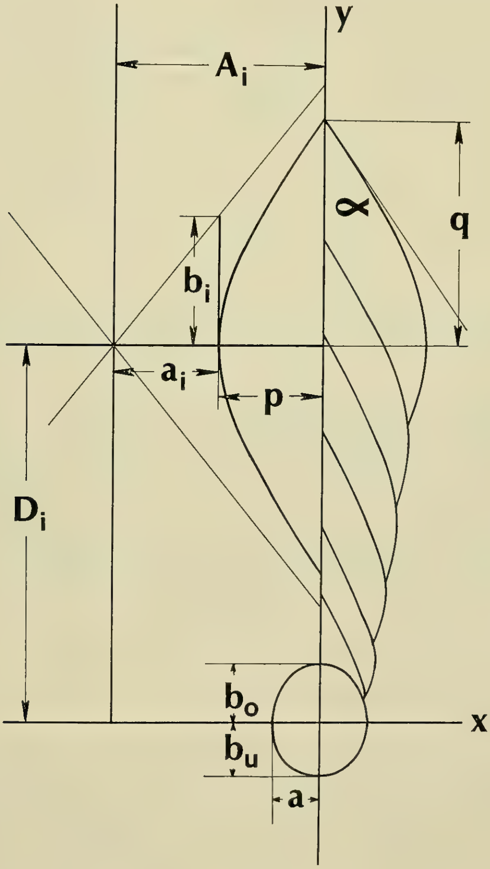


Abb. 1. Definition der Formvariablen in den Funktionsgleichungen, die die Kammerform von *Ichthyolaria* in der zweidimensionalen Projektion beschreiben.

Merkmal 2: Form des Proloculus

Die Anfangskammer der Foraminiferen ist von großer Bedeutung. Der Wechsel zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Generation drückt sich bei vielen Arten in einer unterschiedlichen Größe der Anfangskammer aus. Besonders die Vertreter der mesozoischen Nodosariidae zeigen diesen Unterschied in den Generationen deutlich.

Bei den liassischen Ichthyolarien zeigt die Anfangskammer eine Gestalt, die einem aus zwei Ellipsoidhälften zusammengesetzten Körper entspricht. Wenn man den Proloculus in ein Achsenkreuz stellt und sein Zentrum als Ursprung des Koordinatensystems nimmt, lassen sich die beiden Ellipsoide folgendermaßen charakterisieren:

$$\frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b_o^2} + \frac{z^2}{c^2} = 1 \qquad y \geqslant 0 \qquad (1)$$

$$\frac{x^2}{a^2} + \frac{y^2}{b_u^2} + \frac{z^2}{c^2} = 1 \qquad y \leqslant 0 \qquad (2)$$

Bei den Ichthyolarien entspricht aber jede Hälfte einem Drehellipsoid ($a = c$), wobei die beiden Halbachsen in Richtung der y-Achse unterschiedliche Werte aufweisen. Daher bestimmen 3 Koeffizienten den geometrischen Körper. Sie lassen sich auch aus der 2-dimensionalen Projektion gewinnen, wo für die beiden Ellipsenhälften folgende Funktionen gelten (vgl. Abb. 1):

$$x = \frac{a}{b_o}\sqrt{b_o^2 - y^2} \qquad y \geqslant 0 \qquad (3)$$

$$x = \frac{a}{b_u}\sqrt{b_u^2 - y^2} \qquad y \leqslant 0 \qquad (4)$$

Die Werte für die drei Parameter a, b_o und b_u bestimmen vollständig die äußere Form des Proloculus und können daher als Variable in eine taxonomische Analyse eingehen:

Variable 2: Parameter A. PROLOCULUS = Parameter a der Gleichungen 1—4
Variable 3: Parameter BO. PROLOCULUS = Parameter b_o der Gleichungen 1 u. 3
Variable 4: Parameter BU. PROLOCULUS = Parameter b_u der Gleichungen 2 u. 4

Es sei noch zu erwähnen, daß die Werte für die obere Halbachse (b_o) des zusammengesetzten Ellipsoides nur annäherungsweise ermittelt werden können, da sich an dieser Stelle die Kammeröffnung (Foramen) befindet. Trotzdem ähnelt der obere Körper einem Drehellipsoid und ist von den folgenden Kammern, die deutlich bilateral-symmetrisch gebaut sind, völlig verschieden (vgl. Abb. 5 A).

Merkmal 3: Kammerform

In der zweidimensionalen Projektion der Gehäuse zeigen die hier untersuchten Exemplare Kammern, deren Umrisse sich geometrisch beschreiben lassen (vgl. Abb. 1). Stellt man die Gehäuse in ein zweidimensionales Koordinatensystem, dessen Ursprung bereits oben als Zentrum der Anfangskammer definiert wurde, so lassen sich die Kammerumrisse mit Hyperbelfunktionen definieren, deren Zentren achsenparallel verschoben sind (vgl. Abb. 5 B). Die Verschiebungen entlang

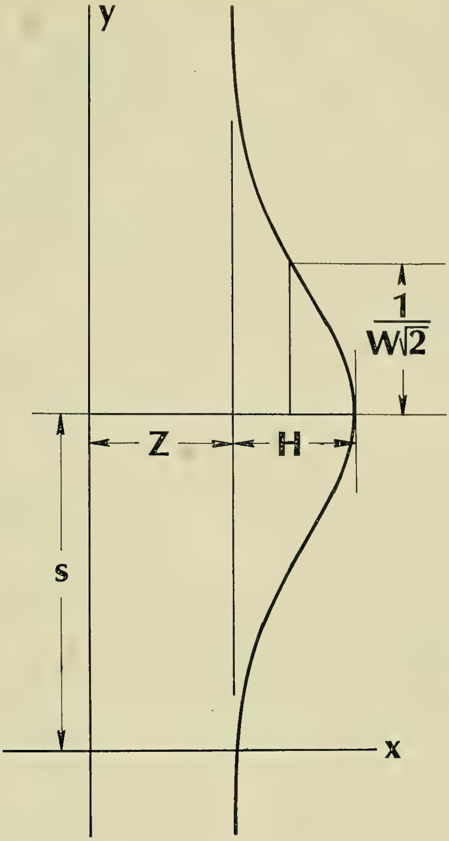


Abb. 2. Definition der Formvariablen in den Funktionsgleichungen, die die Rippenform von *Ichthyolaria* in der zweidimensionalen Projektion beschreiben.

der Abszisse erfolgen mit demselben Abstand sowohl in positiver, als auch in negativer Richtung (vgl. Abb. 1). Von den beiden Hyperbelfunktionen, die für jede Kammer insgesamt 4 Äste ausbilden, werden nur die in Betracht gezogen, welche die Ordinate schneiden.

Es müssen somit für jede Kammer zwei Hyperbelfunktionen aufgestellt werden. Sie unterscheiden sich nur in einem Vorzeichen. Die Werte für die Formvariablen sind mit Ausnahmen (vgl. Abb. 5, Endkammer) in beiden Gleichungen ident.

$$y = \frac{b}{a} \sqrt{(x \pm A)^2 - a^2} + D \qquad x \in [\pm (A - a), 0] \qquad (5)$$

Jede Kammer eines Gehäuses ist somit durch die spezifischen Werte für die 4 Formvariablen der Gleichung 5 charakterisiert. Würden die Formvariablen von Kammer zu Kammer in keinem Zusammenhang stehen, ergäbe dies äußerst variable Gehäuseformen. Die Gehäuse der Ichthyolarien zeichnen sich aber durch gleichmäßige und wohlgeordnete Kammern aus, der Gehäuseumriß erinnert an eine Lanzenspitze (lanceolates Gehäuse, vgl. Loeblich & Tappan 1964). Somit

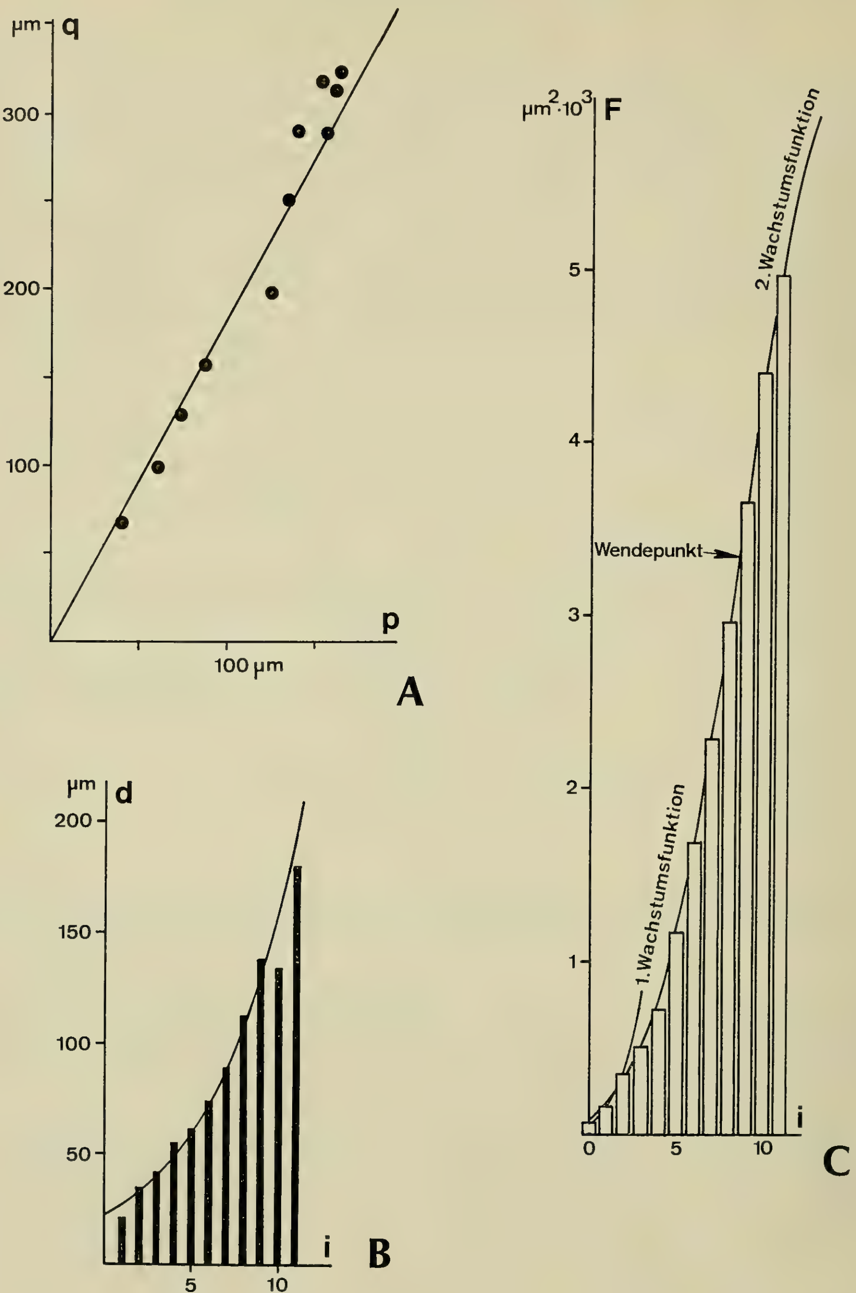


Abb. 3. Holotypus von *Ichthyolaria densicostata* n. sp. — Kammer- und Gehäuseform.

A. Beziehungen der die Kammerform bestimmenden Parameter p und q (vgl. Abb. 1). Den Zusammenhang kann man mit einer Korrelationsgeraden, die durch den Ursprung des Koordinatensystems geht, annähern.

B. Funktionale Abhängigkeit der Kammerachsenabstände $d_i = D_i - D_{i-1}$ (vgl. Abb. 1) vom Kammerindex i.

C. Funktionale Abhängigkeit der Fläche (Volumen) des Holotypus vom Kammerindex i.

können die einzelnen Parameter für die Kammern im Laufe des Wachstums nicht frei variieren, sondern müssen in einem Zusammenhang mit dem jeweiligen Wachstumsstadium des Individuums stehen. Da die Zeit selbst nicht als unabhängige Variable für die Ermittlung der Wachstumsfunktion zur Verfügung steht, wird eine mit ihr hoch korrelierte Variable, die Kammerzahl, als Argument der Funktion herangezogen.

Zuerst wurde überprüft, ob sich die Kammerform selbst im Laufe des Wachstums ändert. Dazu konnten die beiden für die Form der Hyperbel wesentlichen Parameter a und b nicht direkt herangezogen werden, sondern es wurde auf die Meßwerte, aus denen diese Formvariablen abgeleitet wurden, zurückgegriffen (Variable p, q und α in Abb. 1; zur Ableitung vgl. HOHENEGGER 1980: 27). Betrachtet man die Beziehungen zwischen p und q im Laufe des Wachstums, erkennt man den linearen Zusammenhang der beiden Variablen, der ein wesentliches Indiz für ein isometrisches Wachstum ist, noch dazu, wo die angepaßte Korrelationsgerade durch den Ursprung geht (vgl. Abb. 3 A; HOHENEGGER 1980: Abb. 10—12). Die beiden Maßzahlen p und q der Kammern lassen sich somit für das gesamte Gehäuse eines Individuums durch einen Quotienten (hier mit k bezeichnet) ausdrücken:

Variable 5: Parameter KAMMERFORM $= k = \frac{\bar{q}}{\bar{p}}$

Auch der Winkel, den die Kammerspitze bildet, ändert sich im Laufe des Wachstums nicht signifikant. Er schwankt um einen mittleren Wert. Es konnten keine auffälligen Abhängigkeiten von einem Wachstumsparameter festgestellt werden (vgl. HOHENEGGER 1980: S. 38). Somit kann er als eigene Variable in die vergleichende Analyse eingehen:

Variable 6: Parameter WINKEL $= \overline{\alpha}$

Durch die hier angeführten Variablen 5 und 6 ist die Form jeder Kammer eines Individuums, mit Ausnahme des Abstandes A der Hyperbelfunktionen zur Ordinate, festgelegt. Wie stehen dieser Parameter und die Formvariable D mit dem Gehäusewachstum im Zusammenhang?

Merkmal 4: Gehäuseform

Die Gehäuseform hängt wesentlich von der Größenzunahme der Kammern ab. Ein Maß dafür ist die Zunahme der Abstände der Hyperbelscheitel voneinander (vgl. Abb. 1):

$d_i = D_i - D_{i-1}$ D = Abstand des Hyperbelscheitels vom Ursprung
i = Kammerindex

Die Zunahme wird dabei durch die Exponentialfunktion $d = f(i)$

$d_i = u\,w^i$ (6)
i = Kammerindex
u = Initialabstand (d_0)
w = Zuwachsrate

ausgedrückt. Sie ist bei allen untersuchten Individuen gleich (vgl. Abb. 3 B; HOHENEGGER 1980: Abb. 2—6).

Somit können die beiden Formvariablen u und w in eine vergleichende Analyse eingehen, wobei die Variable u sehr hoch mit der Proloculusgröße (Variable 2—4) korreliert ist und als diagnostisches Merkmal auch den Generationswechsel charakterisiert.

Variable 7: Parameter W. ABSTAND = Formvariable w der Gleichung 6
Variable 8: Parameter U. ABSTAND = Formvariable u der Gleichung 6

Es bleibt als letzte Variable der Gleichung 5 nur mehr der Parameter A übrig, der sich gleichfalls in einer Wachstumsfunktion fassen läßt. Wie HOHENEGGER (1980) ausführt, kann das Wachstum eines Individuums von *Ichthyolaria* (Volumswachstum bzw. — in der zweidimensionalen Projektion — Flächenwachstum) durch die verallgemeinerte logistische Funktion F = f(i)

$$F = L + \frac{U - L}{1 + h\,e^{-\lambda_2 (U-L)\,i}} \qquad i = \text{Kammerindex} \qquad (7)$$

beschrieben werden (vgl. Abb. 3 C; HOHENEGGER 1980: Abb. 7—9).

In dieser Funktionsgleichung sind 4 Formvariablen enthalten, die als Parameter in die vergleichende Analyse eingehen könnten. Die Formvariable λ_2 (über λ_1 siehe unten) bezeichnet die Zuwachsrate, die Parameter L und U den unteren bzw. oberen Grenzwert des Wachstums. Der obere Grenzwert wird jedoch von den Gehäusen nie erreicht. Anstelle dieser Variablen wird der Wendepunkt im Anstieg der Wachstumsrate dF/di (Parameter W) herangezogen:

$$W = \frac{L + U}{2} \qquad (8)$$

Wenn nämlich im Wachstum der Gehäuse dieser Wendepunkt überschritten wird, nehmen die Kammern an Größe ab, es entstehen sogenannte „Kümmerformen" (vgl. HOHENEGGER 1980: Taf. 1, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 3, 6; Taf. 5, Fig. 2, 4).

Auf die Untergrenze der Wachstumsfunktion kann, da sie mit der Proloculusgröße hoch korreliert ist, gleichfalls verzichtet werden. Der Skalar h ist eine fixe Größe, die sich auf die Gestalt der Kurve auswirkt, und für die vergleichende Analyse von größter Bedeutung ist.

Variable 9: Parameter WACHS. KOEFFIZIENT = Formvariable λ_2 der Gleichung 7
Variable 10: Parameter WENDEPUNKT = Parameter W der Gleichung 8
Variable 11: Parameter WACHS. SKALAR = Parameter h der Gleichung 7

Schon die ältesten Vertreter der berippten liassischen Ichthyolarien zeigen in den beiden ersten auf den Proloculus folgenden Kammern ein von obiger logistischer Funktion abweichendes Wachstum (vgl. HOHENEGGER 1980: Abb. 7—9). Dieses Wachstum entspricht der einfachen Funktion des exponentiellen, uneingeschränkten Wachstums der Form F = f(i)

$$F = a\,\lambda_1^{\,i} \qquad i = \text{Kammerindex} \qquad (9)$$

Die Formvariable a (Initialfläche = Fläche des Proloculus in der 2-dimensionalen Projektion) ist wieder so stark mit den Variablen 2—4, die den Proloculus beschreiben, korreliert, daß sie in die weiteren Analysen nicht mehr aufgenommen wurde. Hingegen stellt die Formvariable λ_1 als Zuwachsrate ein wichtiges Element für die taxonomische Analyse dar:

Variable 12: Parameter INIT. WACHSTUM = Formvariable λ_1 der Gleichung 9

Eine Erklärung für die beiden unterschiedlichen Wachstumsformen gibt HOHENEGGER (1980): Bei einfach gebauten Foraminiferen bleiben nach der Entstehung der Zygote bzw. der Gamonten diese so lange in einer Reproduktionszyste des elterlichen Individuums, bis eine Zahl von insgesamt 3 Kammern erreicht ist. Erst dann verlassen sie die Zyste und sind nun äußeren Umwelteinflüssen ausgesetzt. Dies findet in einer Änderung der Wachstumsform ihren Niederschlag.

Mit den Variablen 5 bis 12 läßt sich das Gehäuse der Ichthyolarien mit Ausnahme der Skulptur mehr oder minder vollständig beschreiben (vgl. Abb. 5 B). Warum in den meisten Fällen die Individuen ihr Gehäusewachstum nach dem Erreichen der maximalen Kammerbreite beenden, läßt sich durch die unterschiedlichen Wachstumsfunktionen für die Kammerabstände und für das Volumswachstum erklären. Nach dem Erreichen des Wendepunktes im Volumswachstum nehmen die Kammern an Größe ab, das exponentielle Wachstum der Kammerabstände bewirkt jedoch, daß sich diese kleiner werdenden Kammern immer mehr vom älteren Gehäuse absetzen (vgl. Abb. 5 C). Diese als „Kümmerformen“ bezeichneten Kammern haben, wie bereits OLSSON (1973) bei planktonischen Foraminiferen annahm, nicht direkt mit Umwelteinflüssen zu tun, sondern sind genetisch in den Wachstumsfunktionen verankert.

Merkmal 5: Berippung

Die Zahl der Rippen und ihre Anordnung wurden bisher bei den berippten liassischen Ichthyolarien als wesentliches taxonomisches Merkmal angesehen. Wenn man verwandte Formen aus der Gruppe der Nodosarien betrachtet, so folgen deren Rippen den Einschnürungen bei den Kammernähten. Da sich die Ichthyolarien von solchen berippten Nodosarien ableiten lassen, folgen auch bei ihnen an den Stellen, wo die Kammernähte deutlich sind, die Rippen der Kammerform. Solche Stellen sind bei den hier betrachteten Formen auf den Übergang Proloculus/1. Kammer und auf die Flanken der Gehäuse beschränkt. Der Großteil der Gehäuseoberfläche ist glatt und zeigt keine Nahteinschnürungen. Die ebene Oberfläche wird dadurch erreicht, daß an den Stellen, wo durch die Kammernähte Vertiefungen auftreten, zusätzliches Wandmaterial eingelagert wird. Die Rippen auf der ebenen Gehäuseoberfläche sind nicht mehr durch Einschnürungen bei den Kammernähten beeinflußt. Trotzdem ist ihr Verlauf nicht vollkommen gerade, sondern folgt einer mathematischen Funktion höherer Ordnung (vgl. Abb. 2):

$$y = s \pm \sqrt{\ln \frac{x - Z}{H} \Big/ -W^2} \qquad (10)$$

Der Funktionsgraph zu dieser Gleichung entspricht einer Kurve von glockenförmiger Gestalt, wobei die einzelnen Formvariablen der Funktionsgleichung die Kurve folgendermaßen charakterisieren: der Parameter Z beschreibt den geringsten Abstand der Kurve von der Ordinate. Von der Glockenform selbst bestimmen die Parameter H die Höhe und W die Weite der „Glocke“. Außerdem besitzt die Funktion einen Scheitelpunkt, dessen Lage durch den Parameter s determiniert wird.

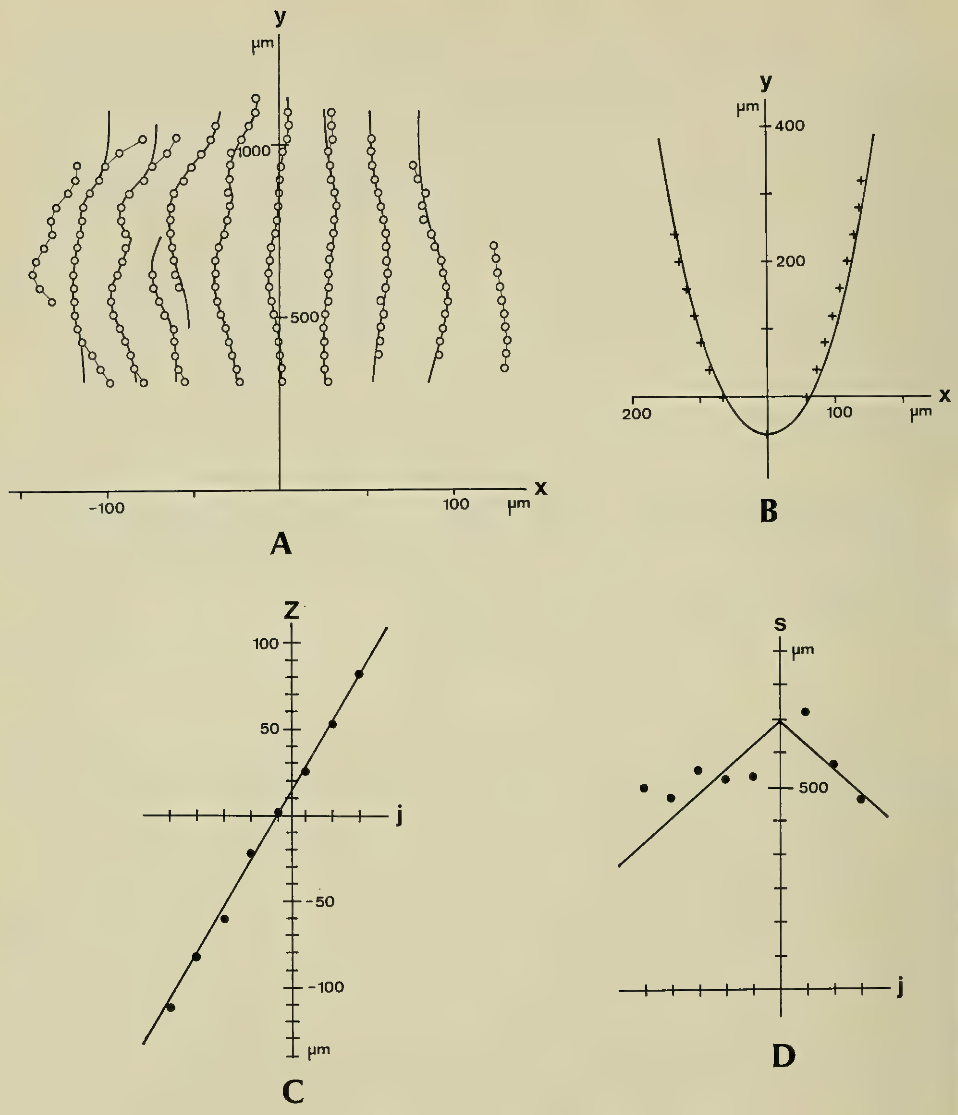


Abb. 4. Holotypus von *Ichthyolaria densicostata* n. sp. — Skulptur.

A. Geometrische Darstellung der Rippen als mathematische Funktionen der Gehäuselänge y. Die glockenförmigen Kurven sind den Meßpunkten (Ringe) statistisch angepaßt.

B. Geometrische Darstellung des Kiels als Potenzfunktion im Koordinatensystem x, y. Die Meßpunkte sind durch Kreuze gekennzeichnet.

C. Linear-funktionaler Zusammenhang zwischen den Abständen z_j der Rippenfunktionen und dem Rippenindex j.

D. Abhängigkeit der Lage der Scheitelpunkte s_j der Rippenfunktionen von dem Rippenindex j.

Mit diesen 4 Formvariablen läßt sich der Verlauf jeder einzelnen Rippe mit Ausnahme der Bereiche um den Proloculus und die Flanken vollständig erfassen (vgl. Abb. 4 A). Wenn jedoch das Maximum im Gehäusewachstum erreicht oder überschritten wird, beginnen sich die Kammern vom Gehäuse in immer stärkerem Grade abzusetzen. Dadurch kann keine ebene Oberfläche mehr ausgebildet werden, die Nahtvertiefungen bleiben erhalten. Solche Schwachstellen des Gehäuses werden bei den stratigraphisch jüngeren Ichthyolarien durch zusätzliche Rippen verstärkt (vgl. Hohenegger 1980: Taf. 5, Fig. 2, 4); bei den hier untersuchten Exemplaren fällt diese Möglichkeit wegen der bereits dichten Berippung weg. Durch das Fehlen der ebenen Oberfläche folgen die Rippen in diesen Bereichen den Nahteinschnürungen. In der zweidimensionalen Projektion läßt sich der Verlauf in diesen Gehäuseabschnitten gleichfalls mit der oben aufgezeigten Funktion annähern, nur ändern sich die Werte für die einzelnen Parameter von Kammer zu Kammer (vgl. Abb. 6 A und 6 B). Da diese Funktionen somit sehr stark von der Gehäuse- bzw. Kammerform in diesen Bereichen abhängen und von Individuum zu Individuum stark schwanken, wurde auf die Analyse der Rippen in diesen jüngeren Gehäuseabschnitten verzichtet.

Die Rippen auf der ebenen Gehäuseoberfläche, die den Großteil des Gehäuses ausmacht, sind von der Gehäusegestalt und der Kammerform unabhängig. Trotzdem können sie in den Formvariablen der Funktionsgleichung nicht frei variieren. Die Parameter für die einzelnen Rippen stehen untereinander in einem Zusammenhang, der die relativ gleichmäßige Berippung der Gehäuse bewirkt.

Bevor auf diese Zusammenhänge eingegangen wird, sei darauf hingewiesen, daß bei allen Gehäusen im Bereich des Proloculus eine mittlere Rippe ausgebildet ist, die aber bei vielen Formen in ihrem späteren Verlauf unterdrückt wird. Diese mittlere Rippe stellt ein wesentliches Element bei der Bildung der kleinen, über den Kiel erhabenen Spitze am Gehäuseanfang dar (vgl. Taf. 1, Fig. 2, 4). Weiters steht diese mittlere Rippe in keinem Zusammenhang mit den übrigen Rippen, sondern kann mit ihren Werten für die Formvariablen frei variieren.

Bei anderen Rippen ist diese Freiheit nicht gegeben. Als erster Parameter soll die Formvariable Z (geringster Abstand der Glockenfunktion von der Ordinate) in Beziehung zur Reihenfolge der Rippen gesetzt werden. In der Darstellung im Koordinatensystem zeigt es sich, daß diese Beziehung durch eine Gerade repräsentiert wird (vgl. Abb. 4 C). Dies führt mathematisch formuliert zu folgender Gleichung:

$$Z = f(j) \qquad j = \text{Rippenindex}$$

$$Z_j = r\,j + t \qquad j \in \mathbb{Z} \qquad (11)$$

t = additive Formvariable
r = multiplikative Formvariable

Da es sich hier um eine lineare Funktion handelt, sind die Abstände der Rippenfunktionen voneinander

$$z_j = Z_j - Z_{j-1} = r \quad \text{für alle } j$$

konstant und lassen sich für jedes Individuum durch einen Variablenwert ausdrücken:

Variable 13: Parameter RIPPENDISTANZ = Formvariable r der Gleichung 11

Die Bedeutung der Variablen liegt darin, daß sie die Dichte der Berippung, ein wesentliches diagnostisches Merkmal, determiniert.

Alle anderen Variablen der Gleichung 10, die Lage und Form einer Rippe charakterisieren, nehmen direkten Bezug auf die Glockenform des Rippenverlaufes. Die Höhe H dieser Funktionsgleichungen scheint bei allen Individuen gegen die Gehäuseflanken zuzunehmen. Diese Formvariable hängt somit von der Position der Rippe auf dem Gehäuse ab. Diese Position ist durch die beiden oben angeführten Variablen j = Rippenindex und Z = Rippenabstand festgelegt. Daraus wäre ein linearer Zusammenhang der Form

$$H_j = a_1 + a_2\, j + a_3\, Z \qquad j \in \mathbb{Z} \qquad (12)$$

abzuleiten. Daß ein solcher Zusammenhang besteht, läßt sich durch Ermittlung des multiplen Korrelationskoeffizienten feststellen. In 80 % der Fälle ist sein Betrag bei einer durchschnittlichen Rippenzahl von 7 größer als 0.9, der absolut kleinste Wert ist 0,77. Damit ist die hohe Signifikanz dieser Funktion erwiesen.

Der Parameter a_1 steht in direktem Zusammenhang mit der Formvariablen t der Gleichung 11 (Korrelationskoeffizient r = 0,72 bei 28 Individuen); für eine taxonomische Analyse hat er jedoch geringe Bedeutung, und es wurde verzichtet, ihn in die Analysen einzubeziehen. Die beiden anderen Koeffizienten der Gleichung 12 sind jedoch als Variable sehr wertvoll (vgl. Hohenegger 1980: 53):

Variable 14: Parameter J. RIPPENHÖHE = Formvariable a_2 der Gleichung 12
Variable 15: Parameter D. RIPPENHÖHE = Formvariable a_3 der Gleichung 12

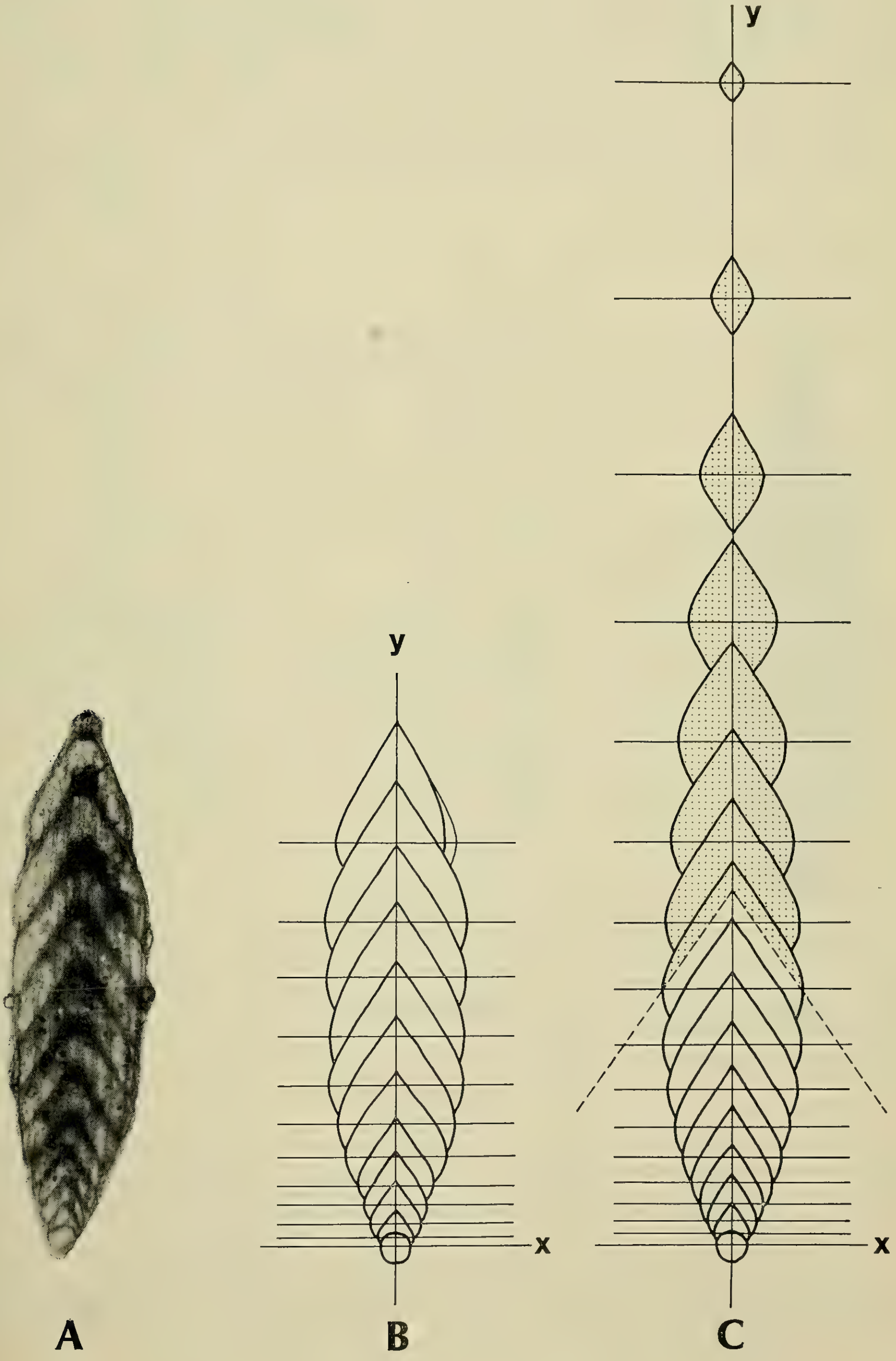
Auch der dritte Parameter der glockenförmigen Funktion, die Lage des Scheitelpunktes (Formvariable s der Gleichung 10) hängt mit dem Rippenindex zusammen. Der ermittelte statistische Zusammenhang ist gleichfalls linear und läßt sich durch folgende Gleichung beschreiben (vgl. Abb. 4 D):

$$s = f(j) \qquad j = \text{Rippenindex}$$

$$s_j = b_1\, j + b_2 \qquad j \in \mathbb{N}_0 \qquad (13)$$

Innerhalb der Stichprobe stehen die beiden Formvariablen b_1 und b_2 in einem fast linearen Zusammenhang (Korrelationskoeffizient r = 0,87). Wenn die Scheitelpunkte bei den inneren Rippen nahe dem Proloculus liegen, wandern sie bei den äußeren Rippen in Richtung Mündung; liegen sie bei den inneren Rippen jedoch in Mündungsnähe, nähern sie sich bei den äußeren Rippen der Gehäusemitte (vgl. Hohenegger 1980: Abb. 19). Auch bei den Ichthyolarien des mittleren Lias ist dieser Zusammenhang gegeben.

Abb. 5. Holotypus von *Ichthyolaria densicostata* n. sp. — Kammer- und Gehäuseform.
A. Fotografische Abbildung im Durchlicht, Vergrößerung 58-fach.
B. Geometrische Abbildung an Hand der einzelnen formbestimmenden Parameter der Gleichungen 3—5 (11 Kammern à 4 Formvariablen + 3 Formvariablen für den Proloculus = insgesamt 47 Parameter). Die Endkammer weicht auf der rechten Hälfte von der geometrischen Idealform ab.
C. Geometrische Abbildung auf Grund der wachstumsbestimmenden Parameter der Gleichungen 3, 4, 6—9 (insgesamt 12 Parameter). Die punktierten Flächen stellen die Gehäuse nach dem Wendepunkt des Anstiegs der Wachstumsrate dar.


y
y
x
x
A
B
C

Variable 16: Parameter J. RIPPENPOSIT = Formvariable b_1 der Gleichung 13
Variable 17: Parameter O. RIPPENPOSIT = Formvariable b_2 der Gleichung 13

Als letzte Variable ist der Parameter W, die Weite der Glocke, zu betrachten. Diese Formvariable steht innerhalb des Individuums mit keinem Wachstums- oder Breitenparameter im Zusammenhang, sondern variiert statistisch um einen mittleren Wert. Aus diesem Grund kann das arithmetische Mittel aus den Werten

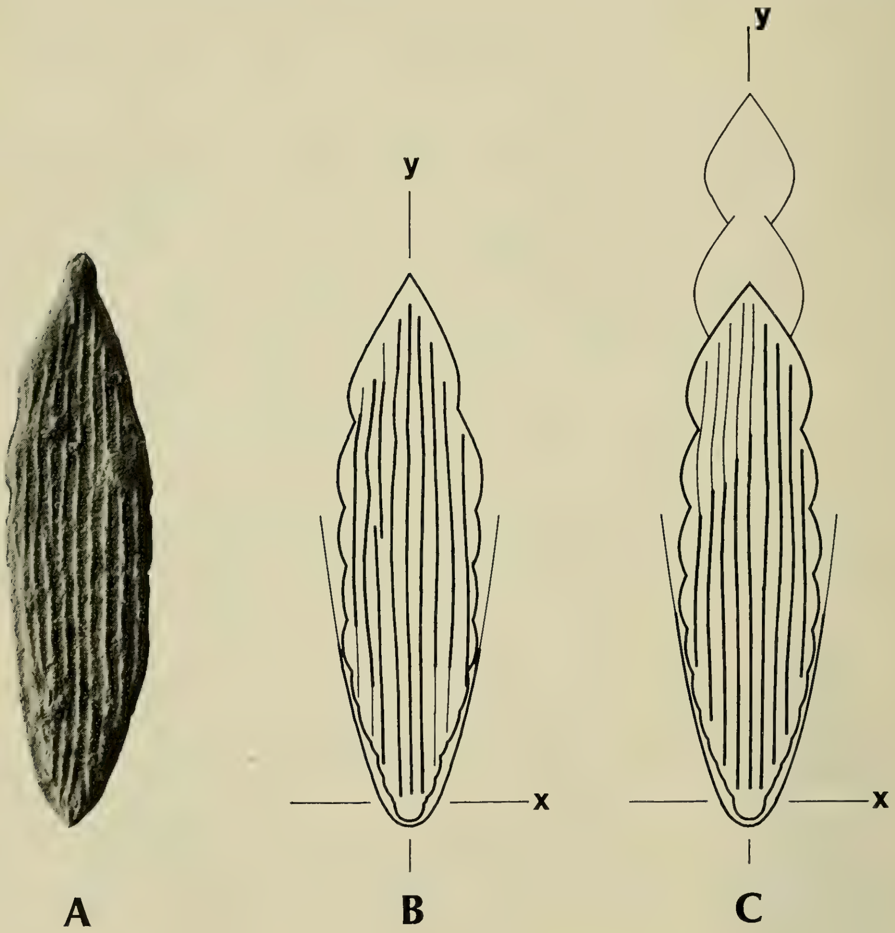


Abb. 6. Holotypus von *Ichthyolaria densicostata* n. sp. — Skulpturelemente.

A. Fotografische Abbildung im Auflicht (REM-Aufnahme), Vergrößerung 58-fach.

B. Geometrische Abbildung an Hand der einzelnen formbestimmenden Parameter der Gleichungen 10 und 14 (9 Hauptrippen à 4 Formvariablen + 5 Rippen im Bereich der vorletzten Kammer à 4 Formvariablen + 3 Formvariablen für den Kiel = insgesamt 59 Parameter).

C. Geometrische Abbildung auf Grund der wachstumsbestimmenden Parameter der Gleichungen 10—14 (8 Formvariablen für alle Hauptrippen + 8 Formvariablen für die Rippen im Bereich der vorletzten Kammer + 3 Formvariablen für den Kiel = insgesamt 19 Parameter).

dieses Skalars für jede Rippe als wachstumsunabhängiger Parameter für das Gehäuse in eine vergleichende Analyse eingehen.

Variable 18: Parameter RIPPENWEITE = Formvariable W der Gleichung 10

Da alle hier als Variablen indizierten Parameter vom Wachstum und von der Gehäusebreite unabhängig sind, ist ihre Anzahl bei allen Individuen gleich. Für ein einzelnes Gehäuse läßt sich nunmehr die gesamte Berippung anhand der 6 Variablen 13—18 annähernd genau determinieren und mit den tatsächlichen Berippungsformen vergleichen (vgl. Abb. 6 A—6 C). Dies bedeutet, daß sich die gesamte Berippung eines Individuums mit diesen 6 Parametern fast vollständig beschreiben läßt.

Merkmal 6: Kiel

Alle berippten Ichthyolarien des Lias sind durch den Besitz eines mehr oder minder starken Kiels ausgezeichnet. Seine Form steht in direktem Bezug zu den Anfangsstadien des Gehäusewachstums. In diesen Abschnitten läßt sich sein Umriß auch mathematisch durch eine Potenzfunktion erfassen (vgl. Abb. 4 B):

$$y = f(x)$$

$$y = g\,x^{c} + v \qquad (14)$$

v = Abstand des Parabelscheitels zum Ursprung des Koordinatensystems x, y.
g, c = Formvariable der Potenzfunktion

Der Umriß des Kieles folgt aber nur so lange dem Funktionsgraphen der Gleichung 14, bis sich dessen Verlauf vom Umriß des Gehäuses deutlich zu lösen beginnt (vgl. Abb. 6 B). Dies fällt meist mit dem Stadium des Absetzens der Kammern vom übrigen Gehäuse zusammen. In den letzten Gehäuseabschnitten weist der Kiel eine annähernd gleichbleibende Höhe auf, um in der Mitte der Endkammer zu verschwinden. Von den 3 Formvariablen der Gleichung 14 soll zur vergleichenden Analyse nur die Konstante c herangezogen werden:

Variable 19: Parameter KIEL = Formvariable c der Gleichung 14

Der Kiel hat sich in der Evolution der Ichthyolarien bei der Abflachung der Gehäuse aus Rippen entwickelt, ist aber jetzt, ähnlich wie die oben erwähnte Mittelrippe, von den übrigen Rippen unabhängig. Er stellt innerhalb der Skulptur einen eigenen, ancestralen Merkmalskomplex dar und scheint für eine taxonomische Analyse im Artniveau etwas geringeren Informationsgehalt zu besitzen.

4. Taxonomie

In diesem Kapitel soll die neu zu beschreibende Art anhand der im vorigen Abschnitt erläuterten Merkmale analysiert werden. Danach folgt der Vergleich mit den verwandten Arten.

Die vorliegende taxonomische Analyse basiert auf drei Stichproben unterschiedlichen Alters und unterschiedlicher Herkunft. Eine Probe mit 6 Individuen stammt aus dem ältesten Lias (tieferes Hettangium) Süddeutschlands, die beiden anderen aus dem höheren Hettangium Süddeutschlands (15 Individuen) und Nordostfrankreichs (7 Individuen).

Das erste Problem, das sich stellt, ist die Frage, ob die 3 Proben differieren, oder ob sich alle Individuen in einer Gruppe zusammenfassen lassen. Diese Frage läßt sich objektiv mit verschiedenen statistischen Tests klären.

Variable	Werte für P (F)	Signifikanter Unterschied
DICKE	0,339	———
A. PROLOCULUS	0,890	———
BO. PROLOCULUS	0,965	———
BU. PROLOCULUS	0,896	———
KAMMERFORM	0,017	×××
WINKEL	0,002	×××
W. ABSTAND	0,123	———
U. ABSTAND	0,265	———
WACHS. KOEFFIZIENT	0,578	———
WENDEPUNKT	0,394	———
WACHS. SKALAR	0,881	———
INIT. WACHSTUM	0,281	———
RIPPENDISTANZ	0,241	———
J. RIPPENHÖHE	0,274	———
D. RIPPENHÖHE	0,254	———
J. RIPPENPOSIT	0,783	———
O. RIPPENPOSIT	0,035	———
RIPPENWEITE	0,816	———
KIEL	0,557	———

Tab. 1. Überprüfung der Hypothese, daß die 3 Stichproben aus einer Grundgesamtheit stammen, mit Hilfe der Varianzanalyse. Die Hypothese wird verworfen, wenn die Irrtumswahrscheinlichkeit größer als 5 % ist ($0{,}025 \geqslant P(F) \geqslant 0{,}975$).

Zuerst wurde jede Variable auf Unterschiede zwischen den 3 Gruppen überprüft. Als geeignet bietet sich die einfache Varianzanalyse an (vgl. Tab. 1). Es ließe sich auch ein parameterfreies Verfahren ansetzen, insbesondere weil (wegen der geringen Stichprobengrößen) die Normalverteilung nicht überprüft werden kann. Die Varianzanalyse als parametrisches Verfahren ist jedoch trennschärfer als eine nichtparametrische Analyse, sie wurde aus diesem Grund hier verwendet. Als Hypothese wurde angenommen, daß die 3 Stichproben einer Grundgesamtheit entstammen und sich daher nicht unterscheiden. Wenn man als Grundgesamtheit eine sich im Laufe der Zeit nicht verändernde Art nimmt, ist diese Vorgangsweise gerechtfertigt. Die Varianzanalysen für die einzelnen Variablen erbrachten als wesentliches Ergebnis, daß mit Ausnahme der Variablen 5 und 6 (KAMMERFORM und WINKEL) die Hypothese „alle Stichproben stammen aus einer Grundgesamtheit“ mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % angenommen werden kann. Die beiden Ausnahmen beziehen sich auf das Merkmal Kammerform. Zur Feststellung, welche Gruppen diese Unterschiede bewirken, wurde der multiple t-Test herangezogen. Bei beiden Variablen ergab sich, daß die erste Stichprobe von den beiden anderen getrennt ist, letztere jedoch untereinander keine signifikanten Differenzen aufweisen (vgl. Tab. 2).

	KAMMERFORM		
Probe	Sulzgries	Degerloch	Xeuilley
Sulzgries		0,968	0,999
Degerloch	0,006		0,914
Xeuilley	0,000	0,081	
	WINKEL		

Tab. 2. Vergleich der Stichproben auf ihre Unterschiede in den Variablen KAMMERFORM und WINKEL mit dem multiplen t-Test. Die Unterschiede sind mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % signifikant, wenn $P(t) \leqslant 0{,}025$ oder $P(t) \leqslant 0{,}975$. In der Matrix sind die Wahrscheinlichkeiten P(t) eingetragen.

Wie schon oben erwähnt, wurde als Grundgesamtheit eine statische, sich nicht verändernde Art angenommen. Wenn sich durch Evolution der Art jedoch Änderungen ergeben, kann diese Voraussetzung an die Grundgesamtheit nicht gestellt werden. Im vorliegenden Fall ist die erste auch die älteste Probe. Sie unterscheidet sich von den beiden jüngeren, etwa zeitgleichen Stichproben allein in einem Merkmal. Da bei den anderen Merkmalen keine Differenzen vorliegen, kann man annehmen, daß hier 3 Stichproben einer Art vorliegen, die im Merkmal Kammerform eine geringfügige Evolution zeigt. Auf Grund der statistischen Überprüfung ist es gerechtfertigt, die drei Proben als einheitliche Gruppe zusammenzufassen.

In einem weiteren Arbeitsgang mußte überprüft werden, welche Verteilungsform die einzelnen Variablen zeigen. Dies ist besonders wichtig, da man zur Charakterisierung der Variablen nicht immer auf die Häufigkeitsfunktionen (vgl. Kreyszig 1968) zurückgreifen kann, sondern diese durch Maßzahlen (= statistische Parameter) charakterisieren muß. Außerdem ist die Häufigkeitsverteilung bei der Prüfung der Anwendbarkeit von statistischen Tests von Bedeutung.

Um die Häufigkeitsfunktionen zu erfassen, wurden die Häufigkeitsverteilungen zuerst graphisch dargestellt (vgl. Abb. 7). Dann wurde die Hypothese aufgestellt, daß die den Variablen zugrunde liegende Grundgesamtheit normalverteilt ist. Diese Hypothese läßt sich auf ihre Signifikanz überprüfen. Dazu eignen sich der Chi-Quadrat- und der Kolmogoroff-Smirnov-Test, die beide für jede Variable Verwendung fanden (vgl. Tab. 3). Dem letztgenannten Test kam wegen der geringen Individuenzahl einzelner Klassen größere Bedeutung zu. Mit Ausnahme einer Variablen, dem Wachstumskoeffizienten λ_2 (WACHS. KOEFFIZIENT) konnte bei jeder Variablen die Hypothese der Normalverteilung bestätigt werden.

Biologische Merkmale zeichnen sich manchmal durch schiefe Verteilungen aus. Diese lassen sich jedoch in den meisten Fällen durch geeignete Transformationen in Normalverteilungen zurückführen. Eine solche Transformation ist die logarithmische, die Verteilung wird dann als Lognormalverteilung bezeichnet (vgl. Sachs 1972). Nimmt man die Variable 9 als lognormalverteilt an und überprüft diese Hypothese, so läßt sie sich mit einer Sicherheit von 95 % bestätigen. Die Lognormalverteilung einer biologischen Variablen ist wahrscheinlich darin be-

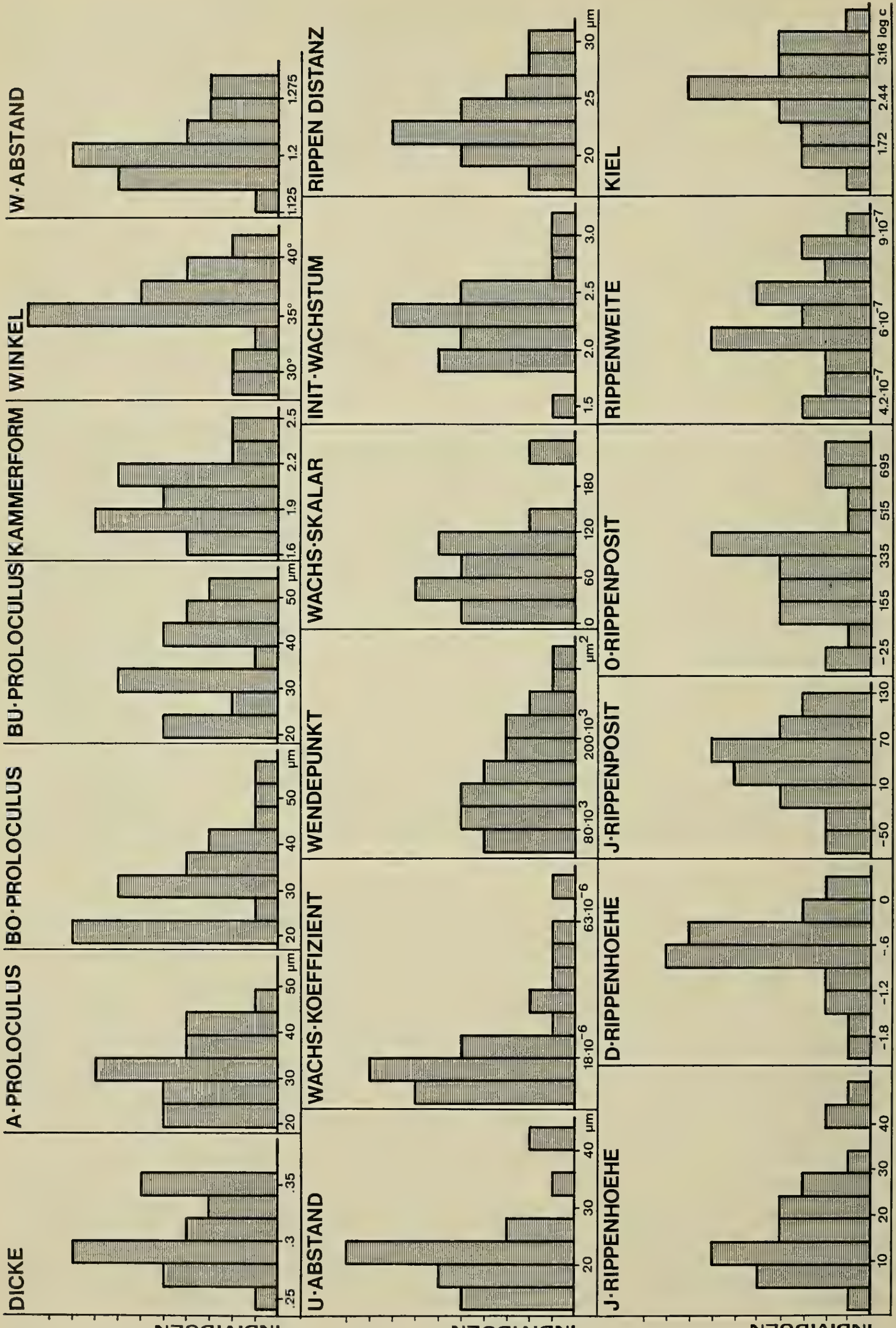


Abb. 7. Häufigkeitsverteilungen der die geometrischen Funktionen definierenden Variablen bei *Ichthyolaria densicostata* n. sp.

Variable	P (χ^2)	Signifikanz	c	a	Signifikanz
DICKE	0,198	———	0,208	0,250	———
A. PROLOCULUS	0,850	———	0,153	0,254	———
BO. PROLOCULUS	0,040	×××	0,182	0,254	———
BU. PROLOCULUS	0,151	———	0,172	0,254	———
KAMMERFORM	0,538	———	0,213	0,250	———
WINKEL	0,289	———	0,241	0,250	———
W. ABSTAND	0,485	———	0,220	0,254	———
U. ABSTAND	0,000	×××	0,242	0,254	———
WACHS. KOEFFIZIENT	0,009	×××	0,269	0,250	×××
(log-transformiert)	0,926	———	0,171	0,250	———
WENDEPUNKT	0,949	———	0,142	0,250	———
WACHS. SKALAR	0,003	×××	0,165	0,254	———
INT. WACHSTUM	0,601	———	0,146	0,250	———
RIPPENDISTANZ	0,751	———	0,179	0,250	———
J. RIPPENHÖHE	0,389	———	0,171	0,254	———
D. RIPPENHÖHE	0,637	———	0,220	0,250	———
J. RIPPENPOSIT	0,940	———	0,139	0,250	———
O. RIPPENPOSIT	0,530	———	0,171	0,250	———
RIPPENWEITE	0,598	———	0,133	0,250	———
KIEL	0,939	———	0,162	0,250	———

Tab. 3. Überprüfung der einzelnen Variablen auf Normalverteilung mit dem Chi-Quadrat- und dem Kolmogoroff-Smirnov-Test. Die Hypothese auf Normalverteilung wird mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % angenommen, wenn P (χ^2) $\geqslant$ 0,05 bzw. der c-Wert kleiner als der zugehörige a-Wert ist.

gründet, daß die Variable durch mehrere Gene determiniert wird. Eine Summe von multiplikativen Genwirkungen kann eine solche Lognormalverteilung bewirken, deren statistische Kennzahl nun nicht mehr das arithmetische, sondern das geometrische Mittel ist.

Zusammenfassend sei festgestellt, daß die hier untersuchten Individuen aus einer Grundgesamtheit stammen und daß die einzelnen Variablen des Gehäuses (log-) normalverteilt sind. Mit den Lage- und Streuungsparametern läßt sich diese Grundgesamtheit charakterisieren (vgl. Tab. 4).

Im nächsten Abschnitt wird festgelegt, ob und in welchen Variablen sich die hier neubeschriebene Form von den verwandten Arten unterscheidet. Dazu ist es von Vorteil, daß die Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Variablen bekannt sind. Weil alle Variablen normalverteilt sind, kann für die einzelnen Variablen beim Vergleich zweier Gruppen der t-Test herangezogen werden. Er besitzt als parametrisches Verfahren eine hohe Trennschärfe, nur muß darauf Rücksicht genommen werden, daß die Varianzen der beiden Stichproben nicht zu stark differieren. Dies wurde mit dem F-Test überprüft. Waren die Unterschiede signifikant, wurde auf die Näherung der t-Statistik verzichtet und gleich ein parameterfreies Verfahren, der U-Test von Mann-Whitney-Wilcoxon herangezogen.

Bei dieser Vorgangsweise stellt sich noch ein weiteres statistisches Problem. Bei den einzelnen Variablen mögen für sich keine Unterschiede zwischen den Proben auftreten, kombiniert man sie jedoch, etwa in Form eines Streuungsdiagrammes, so liegen oft signifikante Unterschiede vor. Dieses Problem läßt sich umgehen, wenn man ein Verfahren ansetzt, das alle Variablen synchron betrachtet. Es ist dies die multiple Varianzanalyse für 2 Stichproben, deren Teststatistik (Wilks λ) auf ihre Signifikanz überprüft wurde. Es ergaben sich zwischen allen Gruppen hoch-signifikante Unterschiede.

Abschließend wurde noch in einer Diskriminanzanalyse (= Trennverfahren) festgestellt, welche Merkmale bzw. Variablen den größten Beitrag zur Trennung und somit Charakterisierung der Arten liefern.

Ichthyolaria densicostata n. sp.

Abb. 5 A; Abb. 6 A; Taf. 1, Fig. 1—8

1957 *Frondicularia sulcata* plexus. — Barnard: Taf. 1, Formen A, A′, B, C, D, C′, D′; Taf. 2, Fig. 1—7.

Holotypus: Original zu Abb. 5 A und 6 A, aufbewahrt im SMNS, Inv.-Nr. 26275/1.

Locus typicus: Xeuilley, Steinbruch, NE-Frankreich.

Stratum typikum: Kalkmergel des Unteren Lias, höheres Hettangium.

Material: 28 Exemplare, davon aus Eßlingen-Sulzgries (Schwarzjura α1) 6 Stück (SMNS Inv.-Nr. 26276/1—6), aus Stuttgart-Degerloch (Schwarzjura α2) 15 Stück (SMNS Inv.-Nr. 26277/1—15), und aus Xeuilley (Oberes Hettangium) 7 Stück (SMNS Inv.-Nr. 26275/1—7).

Derivatio nominis: Nach den dichtstehenden Rippen.

Diagnose: Vertreter der Gattung *Ichthyolaria* mit einem sehr flachen, von zahlreichen Rippen bedeckten Gehäuse.

Beschreibung: Die Gehäuse der Art sind für Vertreter der berippten Ichthyolarien typisch. Bei den vorliegenden Exemplaren wurde die Wand diagenetisch verändert, sie dürfte aber, wie die Resultate der Diagenese zeigen, von den anderen Arten nicht verschieden sein. Bei diesen ist die Wand aus Kristalleinheiten zusammengesetzt, deren Aufbau aus rhomboedrischen kalzitischen Kristalliten in säuliger Anordnung erfolgt (vgl. Bellemo 1974: Taf. 2, Fig. 4). Die optischen Achsen stehen normal zur Gehäuseoberfläche. Umfang und Umriß der Kristalleinheiten sind variabel, viele sind von einer Pore durchbrochen, was eine hohe Porendichte der Schale bewirkt.

Die Skulpturelemente wie Rippen und Kiel bestehen gleichfalls aus Kristalleinheiten mit Kristallitsäulen; auch Poren können vereinzelt auftreten (vgl. Norling 1966, der eine hyalin-granuläre Struktur der Rippen beschreibt).

Die Wand der Ichthyolarien besteht aus einer Schicht. Im Gegensatz zu den jüngeren Vertretern der Nodosariidae, wie es beispielsweise die in der Gehäuseform ähnliche Gattung *Frondicularia* ist, werden die älteren Gehäuseteile von den Wänden der jüngsten Kammer nicht überzogen, sondern sitzen direkt der jeweils älteren Kammer auf (nonlamellarer bzw. atelo-monolamellarer Bau; vgl. Norling 1966 und Grønlund & Hansen 1976).

Die Kammeröffnungen sind rund, die Mündung zeigt trotz der Diagenese die für viele Nodosariidae typische sternförmige Gitterstruktur (vgl. Norling 1972: Fig. 22).

Im Kammerbau folgen auf einen Proloculus, der die Form eines Drehellipsoides besitzt, flache Kammern, die bei der Mündung gewinkelt sind, was den Eindruck von reitenden Kammern erweckt. In ihrer Aufeinanderfolge ergeben die Kammern ein Gehäuse in Form einer Lanzenspitze. Dieser Eindruck wird noch durch einen scharfen Kiel verstärkt, der besonders in den älteren Gehäuseabschnitten deutlich ausgeprägt ist. Der Kiel folgt bei den jüngeren Kammern den Nahteinschnitten und endet meist in der Mitte der Endkammer. Letztere ist oft kleiner als die vorangehende Kammer und kann mehr oder minder deutlich abgesetzt sein.

Der Kiel bildet gemeinsam mit der Mittelrippe eine am Gehäusebeginn ausgebildete Spitze, die jedoch öfters abgebrochen ist. Die Berippung selbst ist sehr dicht und zeigt eine geringe Variabilität. Nur bei wenigen Exemplaren scheinen die Rippen zur Mündung zu konvergieren (vgl. Taf. 1, Fig. 6), meist erwecken sie den Eindruck von Linearität und Parallelität.

Generationsunterschiede konnten festgestellt werden, wegen der hohen Variabilität in der Proloculusgröße sind sie jedoch nicht so leicht wie bei den verwandten Arten zu fassen. Nur ein Individuum stellte sich als Vertreter der mikrosphärischen Generation heraus, was ein zufälliges Verhältnis von Megalo- zu Mikrosphäre von 27:1 ergibt. Somit sind auch bei dieser Art, ähnlich wie bei den anderen Vertretern der mesozoischen Nodosariidae, die Individuen der megalosphärischen Generation deutlich in der Überzahl, was bei einer biologischen Interpretation bedeuten könnte, daß die ungeschlechtlichen haploiden Gamonten dominieren. Dies ist besonders in einer morphologischen Analyse von Vorteil, da wegen der haploiden Chromosomenzahl direkt vom Phänotyp auf die Wirkung der Gene geschlossen werden kann. (Bei den vergleichenden Analysen wurde aus diesem Grund nur die megalosphärische Generation berücksichtigt).

Mit Ausnahme der Wandstruktur und der Kammer- bzw. Gehäuseöffnungen wurden die Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Merkmale genauer untersucht.

Variable	arithmetisches Mittel	Standardabweichung
DICKE	$3{,}04 \times 10^{-1}$	$3{,}27 \times 10^{-2}$
A. PROLOCULUS	$3{,}12 \times 10$	7,50
BO. PROLOCULUS	$3{,}14 \times 10$	$1{,}05 \times 10$
BU. PROLOCULUS	$3{,}55 \times 10$	$1{,}03 \times 10$
KAMMERFORM	1,986	$2{,}05 \times 10^{-1}$
WINKEL	$3{,}56 \times 10$	3,10
W. ABSTAND	1,210	$4{,}49 \times 10^{-2}$
U. ABSTAND	$2{,}17 \times 10$	7,35
WACHS. KOEFFIZIENT (log-transformiert)	$2{,}26 \times 10^{-6}$	$1{,}78 \times 10^{-7}$
WENDEPUNKT	$1{,}51 \times 10^{5}$	$6{,}99 \times 10^{4}$
WACHS. SKALAR	$7{,}72 \times 10^{2}$	$5{,}50 \times 10^{2}$
INIT. WACHSTUM	2,242	$3{,}38 \times 10^{-1}$
RIPPENDISTANZ	$2{,}25 \times 10$	4,39
J. RIPPENHÖHE	$1{,}81 \times 10$	$1{,}22 \times 10$
D. RIPPENHÖHE	$-6{,}64 \times 10^{-1}$	$5{,}24 \times 10^{-1}$
J. RIPPENPOSIT	$3{,}68 \times 10$	$5{,}12 \times 10$
O. RIPPENPOSIT	$3{,}15 \times 10^{2}$	$2{,}21 \times 10^{2}$
RIPPENWEITE	$6{,}11 \times 10^{-3}$	$1{,}41 \times 10^{-3}$
KIEL	1,967	$3{,}48 \times 10^{-1}$

Tab. 4. Statistische Kennzahlen der einzelnen Variablen (Längenmessung in Mikrometer-Einheiten).

Es handelt sich dabei durchwegs um normal- oder lognormalverteilte Variablen, deren Verteilung durch die Parameter arithmetisches (geometrisches) Mittel und Standardabweichung charakterisiert wird. Diese Parameter sind für die einzelnen Variablen in Tabelle 4 angeführt.

Beziehungen und Unterschiede: In den Kammeröffnungen und der Gehäusemündung bestehen keine Differenzen zu den verwandten Arten *Ichthyolaria sulcata, I. terquemi* und *I. squamosa.* Obwohl die ursprüngliche Wandstruktur bei den hier untersuchten Gehäusen durch die Diagenese verändert wurde, dürfte sie sich von der Struktur der anderen Arten nicht wesentlich unterscheiden.

Die größten Differenzen bestehen im Gehäusebau und in der Skulptur. Diese Merkmalskomplexe konnten in quantitative Variablen zerlegt werden und lassen sich somit objektiv durch statistische Tests auf ihre Differenzen zu den verwandten Arten überprüfen. Es wurden bei diesen Tests nur die megalosphärischen Individuen verwendet, die in den Proben die meisten Individuen stellen. Die Ergebnisse der Vergleiche sind für jede Variable in Tabelle 5 dargestellt. Trotzdem sollen hier in Worten die wesentlichen Unterschiede zwischen den Arten hervorgehoben werden.

In einer Diskriminanzanalyse zwischen den Arten ließen sich die Variablen ermitteln, welche den größten Beitrag zur Unterscheidung der Arten liefern. In der Folge sollen nur sie betrachtet werden.

Das erste wesentliche Merkmal ist die Dicke der Gehäuse (Variable DICKE). Hier sind die Unterschiede der neuen Art zu den Arten *I. sulcata, I. terquemi* und *I. squamosa* markant. Alle diese Formen besitzen ein wesentlich dickeres Gehäuse als *Ichthyolaria densicostata.* Die Größe der Anfangskammer (A. PROLOCULUS) schwankt sehr; diese hohe Variabilität ist aber kein besonderes Kennzeichen der neuen Art, da sie bei den anderen Arten in ähnlichem Maße variiert. In diesem Merkmal differieren die Arten besonders in der Lage der Häufigkeitsverteilung. Während *I. squamosa* durch kleinere Anfangskammern ausgezeichnet ist, weisen die Individuen der Arten *I. sulcata* und *I. terquemi* wesentlich größere Proloculi als die neue Art auf.

Ein weiteres wichtiges Merkmal zur Trennung der Arten ist die Kammerform, die hier mit der Variablen 5 (KAMMERFORM) erfaßt wurde. Mit ihr ist der Kammerwinkel (WINKEL) hoch korreliert, der in den Tests zwischen den Arten die gleichen Ergebnisse liefert. In diesem Merkmal bestehen keine Unterschiede zu den Arten *I. sulcata* und *I. terquemi,* hingegen sind die Differenzen zu *I. squamosa* sehr deutlich. Die Kammern der letztgenannten Art sind nämlich deutlich spitzer als die der anderen Formen.

Die Zunahme der Abstände der Kammerzentren vom Ursprung (W. ABSTAND) ist gleichfalls von diagnostischer Bedeutung. Hier bestehen wiederum Differenzen zu *I. sulcata* und *I. terquemi; I. squamosa* ist in diesem Merkmal von *I. densicostata* nicht zu unterscheiden. Von den Variablen, die auf das Gehäusewachstum direkten Bezug nehmen (Variable 9—12), sind der Wachstumskoeffizient (WACHS.KOEFFIZIENT) und der Wendepunkt des Wachstums (WENDEPUNKT) von diagnostischem Wert. Die neue Art zeigt in der Zuwachsrate λ_2 nur Unterschiede zu *Ichthyolaria sulcata,* auch im Wendepunkt des Gehäusewachstums sind die Differenzen zu dieser Art am deutlichsten ausgeprägt. Bei letzterem Merkmal bestehen keine Unterschiede zu *I. terquemi,* deren Gehäuse

	Ichthyolaria sulcata			*Ichthyolaria terquemi*			*Ichthyolaria squamosa*		
Variable	P (t)	P (z)	Signifikanz	P (t)	P (z)	Signifikanz	P (t)	P (z)	Signifikanz
DICKE	0,999	—	×××	0,999	—	×××	—	0,006	×××
A. PROLOCULUS	0,999	—	×××	0,000	—	×××	0,981	—	×××
BO. PROLOCULUS	0,999	—	×××	0,000	—	×××	0,717	—	———
BU. PROLOCULUS	0,999	—	×××	0,008	—	×××	0,958	—	×××
KAMMERFORM	0,145	—	———	0,897	—	———	0,000	—	×××
WINKEL	0,160	—	———	0,738	—	———	0,999	—	×××
W. ABSTAND	0,001	—	×××	0,999	—	×××	0,697	—	———
U. ABSTAND	0,999	—	×××	0,000	—	×××	0,497	—	———
WACHS. KOEFFIZIENT	—	0,021	×××	—	0,075	———	—	0,068	———
WENDEPUNKT	0,999	—	×××	0,899	—	———	—	0,961	×××
WACHS. SKALAR	—	0,000	×××	—	0,023	×××	0,762	—	———
INIT. WACHSTUM	0,424	—	———	0,895	—	———	0,002	—	×××
RIPPENDISTANZ	0,999	—	×××	—	0,999	×××	0,999	—	×××
J. RIPPENHÖHE	0,999	—	×××	0,000	—	×××	—	0,278	———
D. RIPPENHÖHE	0,606	—	———	0,975	—	×××	0,750	—	———
J. RIPPENPOSIT	0,092	—	———	0,000	—	×××	0,221	—	———
O. RIPPENPOSIT	0,998	—	×××	0,319	—	———	0,622	—	———
RIPPENWEITE	0,000	—	×××	0,999	—	×××	0,779	—	———
KIEL	0,999	—	×××	0,000	—	×××	0,064	—	———

Tab. 5. Vergleich der megalosphärischen Generation von *Ichthyolaria densicostata* mit den megalosphärischen Individuen der verwandten Arten mit dem t-Test bzw. dem Mann-Whitney-Wilcoxon-Test. Die Unterschiede sind bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % nicht signifikant, wenn $0{,}025 \leqslant P(t) \leqslant 0{,}975$ oder $0{,}025 \leqslant P(z) \leqslant 0{,}975$.

nur wenig größer als die Individuen von *I. densicostata* werden können; *I. squamosa* hingegen unterscheidet sich in dieser Variablen deutlich.

Einen weiteren Merkmalskomplex stellt die Berippung dar, die bisher bei einer Trennung der Arten als wesentliches Merkmal angesehen wurde. Hier zeigt sich in den Ergebnissen der Diskriminanzanalyse, daß von den 6 Parametern des Merkmals nur die Variablen 13 und 18 Wesentliches zur Unterscheidung der Arten beizutragen vermögen. Davon kommt dem Rippenabstand (RIPPENDISTANZ) die größte Bedeutung zu. Hier sind die Unterschiede zu allen Arten signifikant. Die Rippenabstände sind bei *I. squamosa* kleiner, bei *I. sulcata* und *I. terquemi* wesentlich größer als bei *I. densicostata.* In der RIPPENWEITE sind die Unterschiede zu den großen und weitberippten Formen deutlich, dagegen bestehen zur Art *I. squamosa* in dieser Variablen keine Differenzen.

Nachdem die einzelnen wesentlichen Variablen für sich betrachtet wurden, sollen die Arten in ihrer Gesamtheit erfaßt werden. *Ichthyolaria sulcata* unterscheidet sich von *I. densicostata* besonders in der Dicke und Größe der Gehäuse, außerdem sind die Rippen kräftiger ausgebildet und deren Abstände wesentlich größer, was den Eindruck einer geringeren Rippenzahl erweckt (vgl. Taf. 2). Auch zu *I. terquemi* bestehen die Unterschiede der neuen Art in der Dicke und im geringeren Ausmaß auch in der Größe der Gehäuse. Die deutlichsten Differenzen liegen aber in der Berippung. Die Häufigkeitsverteilungen differieren in fast allen Parametern dieses Merkmals. Dazu kommt noch, daß *Ichthyolaria terquemi* beginnt, die beiden, eine mittlere Gehäusefurche umrahmenden Rippen hervorzuheben, während die restlichen Rippen nicht so deutlich ausgeprägt sind (vgl. Taf. 2). Darin unterscheidet sich *I. terquemi* am deutlichsten von der vielrippigen Art *I. densicostata.*

Die der neubeschriebenen Art ähnlichste Gruppe ist die der *I. squamosa.* Hier differieren beim Merkmalskomplex Berippung nur die Rippenabstände (Variable 13). Bei der letztgenannten Art bewirken sie eine noch dichtere Berippung. Im Merkmal Kammerform sind jedoch die Unterschiede markant, ebenso in der Dicke der Gehäuse. Besonders im Wendepunkt des Gehäusewachstums sind signifikante Differenzen gegeben; die Art *Ichthyolaria squamosa* weist kleinere Gehäuse auf (vgl. Taf. 2).

Stratigraphie und Evolution: Anschließend soll noch einiges über die zeitliche Verbreitung und die Stellung von *Ichthyolaria densicostata* innerhalb der berippten Ichthyolarien bemerkt werden. Diese Aussagen stützen sich nicht nur auf das hier und in der Arbeit von HOHENEGGER (1980) analysierte Material, sondern beziehen sich auf Untersuchungen zahlreicher Proben aus dem gesamten Lias Mitteleuropas.

Schon zeitlich ist *Ichthyolaria densicostata* als Stammform der später auftretenden Arten *I. sulcata* und *I. squamosa* anzusehen. Der Wechsel von *I. densicostata* zu *I. sulcata* erfolgt an der Basis des Sinemuriums ziemlich abrupt, obwohl einige Nachläufer der erstgenannten Art in jüngeren Gesteinen noch vereinzelt anzutreffen sind. Das gesamte Sinemurium wird fast ausschließlich von *Ichthyolaria sulcata* dominiert, in anderen Regionen wie z. B. der Tethys oder im borealen Bereich könnte sich die ältere Art in kleinen Populationen erhalten haben, wo sie möglicherweise eine Evolution zu den Vorläufern von *I. squamosa* durchmachte. Letztere zeigt auch die engsten Beziehungen zu der neu beschriebenen Art und tritt mit dem Beginn des Pliensbachiums erstmals in Erscheinung. Etwa gleich-

Trennfunktion	Eigen-wert	Prozentanteil an der Varianz	Chi-Quadrat	Freiheits-grade	Signifikanz
1	4,848	49,37	886,08	119	×××
2	2,755	28,06	560,24	96	×××
3	1,019	10,38	316,11	75	×××
4	0,537	5,47	186,45	56	×××
5	0,372	3,79	107,17	39	×××
6	0,222	2,26	48,83	24	×××
7	0,066	0,67	11,80	11	———

Tab. 6. Diskriminanzanalyse: Überprüfung der Trennfunktionen auf ihre Signifikanz (Gesamtzahl 8 Gruppen).

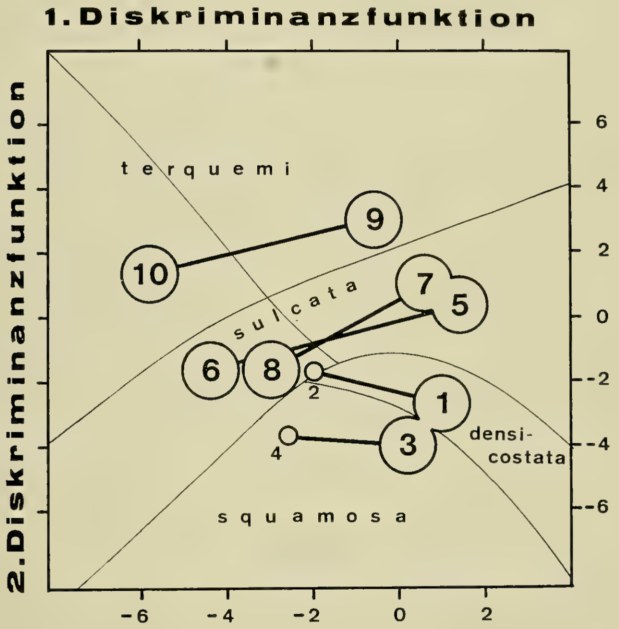


Abb. 8. Diskriminanzanalyse von 8 phänetischen Gruppen der Gattung *Ichthyolaria.* Die Funktionswerte der Klassenzentren sind als kreisförmige Signaturen in dem von den beiden ersten Trennfunktionen aufgespannten Raum dargestellt.

1. *Ichthyolaria densicostata* — Megalosphärische Generation
2. » » — Mikrosphärische Generation (1 Exemplar)
3. *Ichthyolaria squamosa* — Megalosphärische Generation
4. » » — Mikrosphärische Generation (1 Exemplar)
5. *Ichthyolaria sulcata* — Megalosphärische Generation (Sinemurium)
6. » » — Mikrosphärische Generation (Sinemurium)
7. » » — Megalosphärische Generation (Pliensbachium)
8. » » — Mikrosphärische Generation (Pliensbachium)
9. *Ichthyolaria terquemi* — Megalosphärische Generation
10. » » — Mikrosphärische Generation.

Die durch dünne Linien abgegrenzten Bereiche kennzeichnen die Streuungsbereiche für die einzelnen Arten bzw. Generationen.

zeitig beginnt sich, wahrscheinlich in mehreren Evolutionsschritten, aus *Ichthyolaria sulcata* die wenigberippte, dicke *I. terquemi* zu entwickeln. Diese 3 Arten *(I. sulcata, I. terquemi* und *I. squamosa)* bestimmen bis zu ihrem Verschwinden an der Basis des Toarciums das Artspektrum der berippten liassischen Ichthyolarien (vgl. Taf. 2).

Die hier angedeuteten evolutiven Zusammenhänge lassen sich auch aus der oben erwähnten Diskriminanzanalyse ablesen. Diese Analyse hat den Zeitfaktor nicht einbezogen. In Abb. 8 können die Zusammenhänge zwischen den Arten durch die beiden ersten, hoch signifikanten Diskriminanzfunktionen (vgl. Tab. 6) ersehen werden. Wenn man hier die Art *Ichthyolaria densicostata* als Ausgangsform nimmt, erkennt man deutlich die beiden Evolutionsrichtungen. Eine Evolutionsrichtung führt zu noch enger berippten und kleineren Exemplaren *(I. squamosa),* eine weitere über große, wenigberippte Formen *(I. sulcata)* zu den fast unskulptierten *(I. terquemi).* In beiden Evolutionsrichtungen ist jedoch klar die Tendenz zum Dickerwerden der Gehäuse festzustellen, die mit der 1. Diskriminanzfunktion erfaßt wird.

Abschließend soll noch festgestellt werden, daß diese zeitliche Abfolge der Formen nicht einmalig war. Es treten auch in Abschnitten des Mittleren Jura große Ichthyolarien auf, die eine sehr enge, *densicostata*-ähnliche Berippung zeigen. Es sind dies aber meist sehr dicke Gehäuse mit einem kleinen Proloculus. Würde man diese Ähnlichkeit biologisch deuten, könnte man hier eine geschlechtlich entstandene Form (Mikrosphäre = Schizont mit diploidem Chromosomensatz) vermuten, wo durch Kombination zweier unterschiedlicher Gensätze plötzlich eine Merkmalsausbildung zustande kommt, wie sie bei ancestralen Vertretern der Gruppe *(I. densicostata)* auftritt. Solche, als Manifestation des epigenetischen Erbgutes bezeichneten Merkmalsausbildungen, sind bei Eukaryonten öfters anzutreffen.

5. Literatur

Barnard, T. (1950): Foraminifera from the Lower Lias of the Dorset Coast. — Quart. J. geol. Soc., **105**: 347—391, 11 Abb.; London.

— (1957): *Frondicularia* from the Lower Lias of England. — Micropaleont., **3**: 171—181, 2 Abb., 2 Taf.; New York.

Bellemo, S. (1974): The compound and intermediate wall structures in Cibicidinae (Foraminifera) with remarks on the radial and granular wall structures. — Bull. geol. Inst. Univ. Uppsala, N. S. **6**: 1—11, 6 Abb., 9 Taf.; Uppsala.

Berthelin, G. (1879): Foraminifères du Lias Moyen de la Vendée. — Rev. Mag. Zool. (3), **7**: 24—41, 1 Taf.; Paris.

Bornemann, J. G. (1854): Über die Liasformation in der Umgebung von Göttingen und ihre organischen Einschlüsse. 77 S., 4 Taf.; Berlin (Schade).

Brouwer, J. (1969): Foraminiferal assemblages from the Lias of North-Western Europe. — Verh. Konink. Nederl. Akad. Wetensch., Afd. Naturk., **25**: 1—64, 8 Taf.; Amsterdam.

Burbach, O. (1886): Beiträge zur Kenntnis der Foraminiferen des mittleren Lias vom grossen Seeberg bei Gotha. I. Die Gattung *Frondicularia,* Defr. — Z. Naturwiss., **59**: 30—53, 2 Taf.; Halle.

GRØNLUND, H. & HANSEN, H. J. (1976): Scanning microscopy of some recent and fossil nodosariid foraminifera. — Bull. geol. Soc. Denmark, **25**: 121—134, 38 Abb.; Kopenhagen.

HOHENEGGER, J. (1980): Morphologische und taxonomische Analyse der liassischen berippten Ichthyolarien (Foraminiferen). — Beitr. Paläont. Österreich, **7**: 17—117, 38 Abb., 6 Taf.; Wien.

KREYSZIG, E. (1968): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. 422 S., 77 Abb.; Göttingen (Vandenhoeck & Ruprecht).

LOEBLICH, A. R. & TAPPAN, H. (1964): Protista 2. — *In:* MOORE, R. C.: Treatise on Invertebrate Paleontology, C, 900 S., 653 Abb.; New York.

MACFADYEN, W. A. (1941): Foraminifera from the Green Ammonite Beds, Lower Lias, of Dorset. — Phil. Transact. Roy. Soc., Ser. B, **231**: 1—73, 6 Abb., 4 Taf.; London.

MAYR, E. (1979): Evolution und die Vielfalt des Lebens. 275 S., 11 Abb.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).

NORLING, E. (1966): On the genus *Ichtyolaria* Wedekind 1937. — Sver. geol. Unders., Ser. C, Nr. **613**: 1—24, 4 Taf.; Stockholm.

— (1972): Jurassic Stratigraphy and Foraminifera of western Scania, southern Sweden. — Sver. geol. Unders., Ser. Ca, **47**, 120 S., 54 Abb.; Stockholm.

NØRVANG, A. (1957): The Foraminifera of the Lias Series in Jutland, Denmark. — Bull. geol. Soc. Denmark, **13**: 279—413, 16 Taf.; Kopenhagen.

OLSSON, R. K. (1973): What is a kummerform planctonic foraminifer? — J. Paleont., **47**: 327—329; Tulsa.

ORBIGNY, A. D. DE (1849): Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques & rayonnés, **1**; Paris.

RUGET, CH. (1967): Variations morphologiques chez quelques espèces de Frondiculaires costulées du Lias de Lorraine (Lotharingien). — Rev. Micropaléont., **10**: 22—36, 4 Taf.; Paris.

SACHS, L. (1972): Statistische Auswertungsmethoden. 545 S.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).

SIMPSON, G. G. (1961): Principles of Animal Taxonomy. — XII + 247 S., 30 Abb.; New York (Columbia University).

TERQUEM, O. (1858): Recherches sur les Foraminifères du Lias du Département de la Moselle. — Mém. Acad. Imp. Metz, **39**, 1—93, 4 Taf.; Metz.

TERQUEM, O. & BERTHELIN, G. (1875): Etude microscopique des marnes du Lias Moyen d'Essay-lés-Nancy. — Mém. Soc. Géol. France, 2. Ser., **10**, 1—126, 10 Taf.; Paris.

Anschrift des Verfassers:

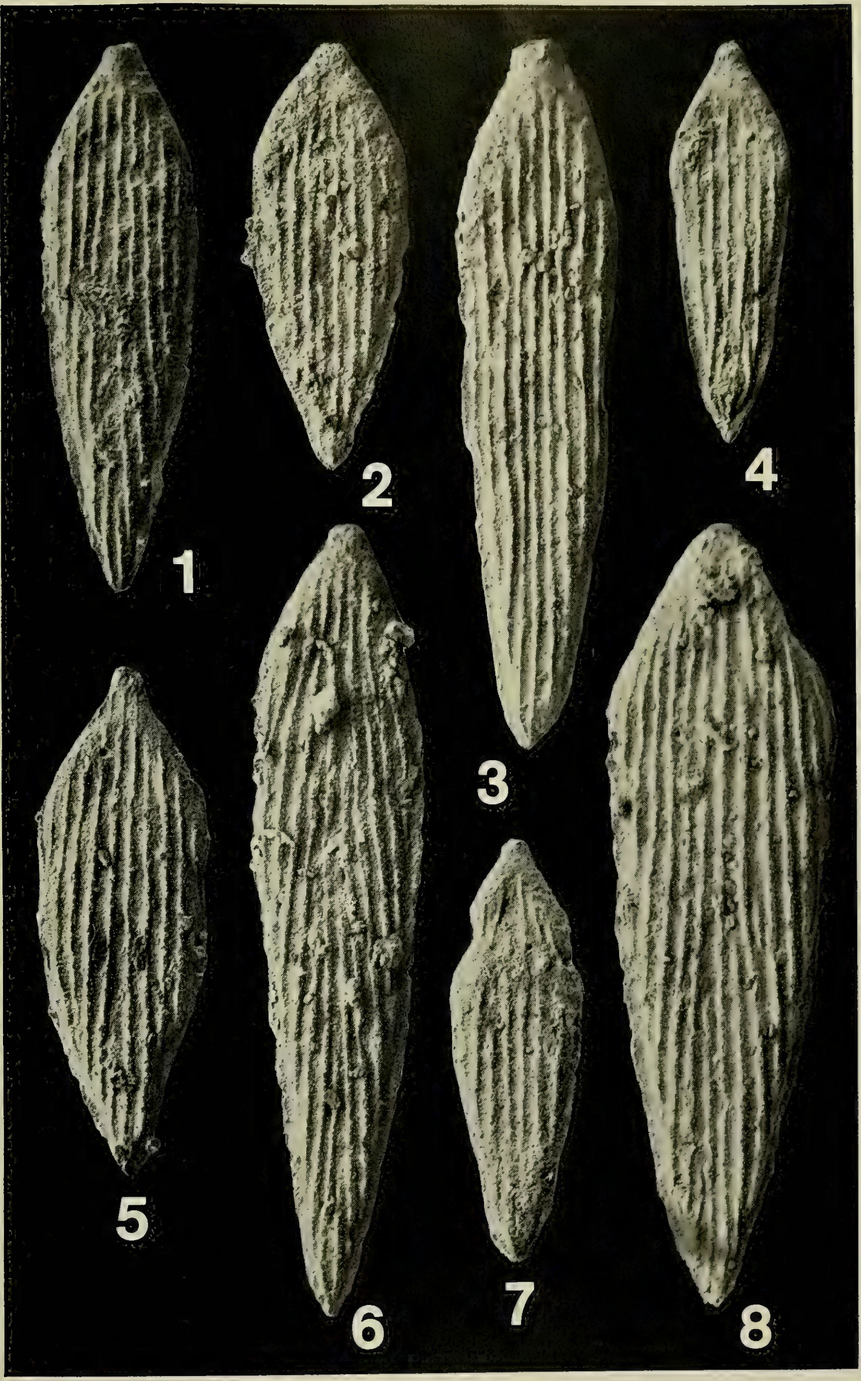
Univ.-Doz. Dr. Johann Hohenegger, Institut für Paläontologie, Universität Wien,
Universitätsstraße 7, A-1010 Wien, Österreich.

Tafel 1

Ichthyolaria densicostata n. sp., Darstellung der Variabilität. Vergrößerung 82-fach.

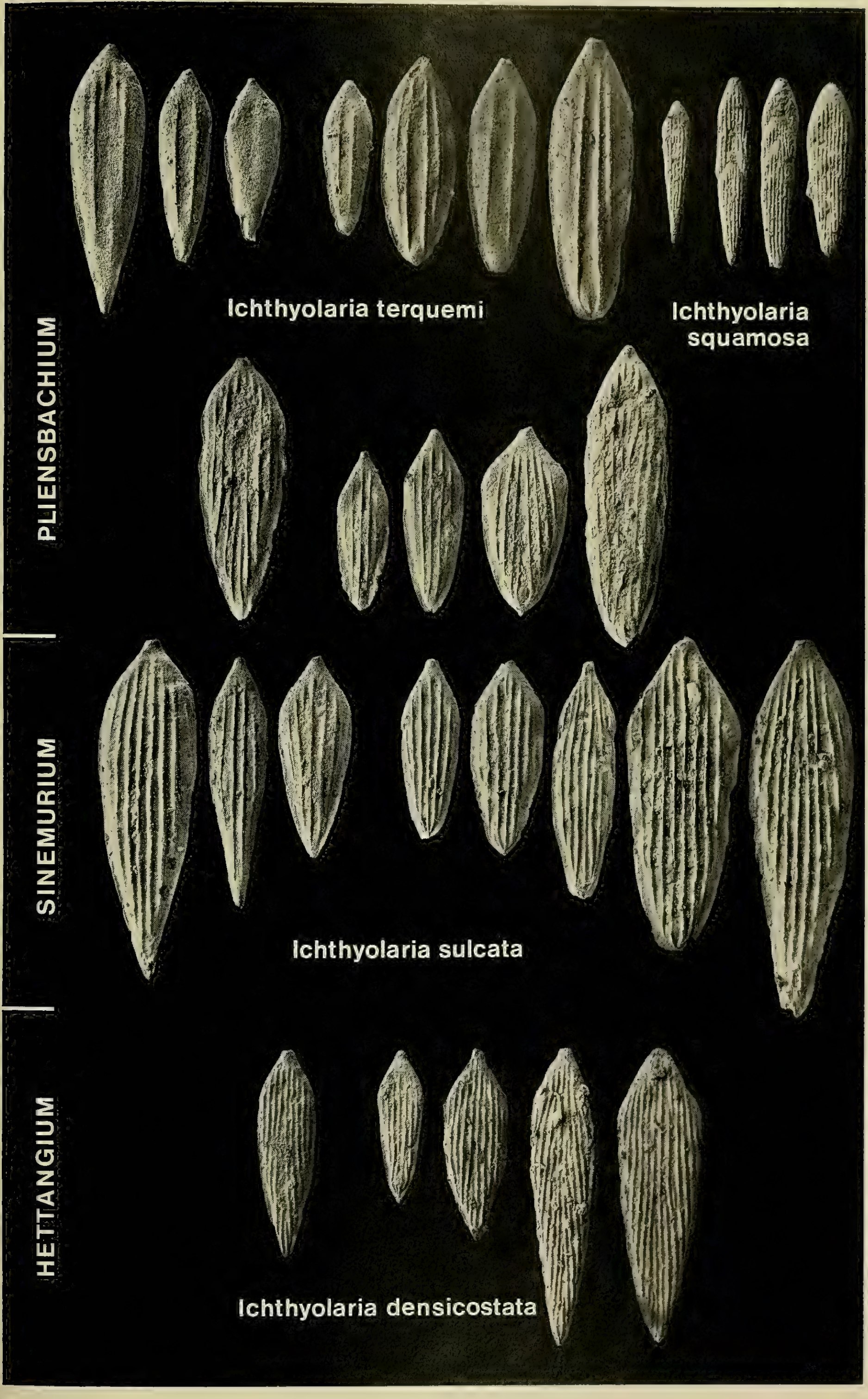
Fig. 1. Mikrosphärische Generation, Ind. 29 (SMNS Inv.-Nr. 26275/2), Xeuilley, höheres Hettangium.

Fig. 2—8. Megalosphärische Generation.
Fundort Eßlingen-Sulzgries, Liasicus-Zone: Fig. 3 (Indiv. 6, SMNS Inv.-Nr. 26276/1), Fig. 7 (Indiv. 4, SMNS Inv.-Nr. 26276/2).
Fundort Stuttgart-Degerloch, Angulata-Zone: Fig. 2 (Indiv. 10, SMNS Inv.-Nr. 26277/1), Fig. 4 (Indiv. 17, SMNS Inv.-Nr. 26277/2), Fig. 5 (Indiv. 9, SMNS Inv.-Nr. 26277/3), Fig. 6 (Indiv. 11, SMNS Inv.-Nr. 26277/4).
Fundort Xeuilley, höheres Hettangium: Fig. 8 (Indiv. 24, SMNS Inv.-Nr. 26275/3).


1
2
3
4
5
6
7
8

Tafel 2

Ichthyolaria densicostata n. sp. im morphologischen und stratigraphischen Vergleich mit den verwandten Arten der Gattung *Ichthyolaria* des Unteren und Mittleren Lias Mitteleuropas. — Vergrößerung 33-fach.


PLIENSBACHIUM
SINEMURIUM
HETTANGIUM
Ichthyolaria terquemi
Ichthyolaria squamosa
Ichthyolaria sulcata
Ichthyolaria densicostata

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 75	14 S.	Stuttgart, 1. 6. 1981

Cheiridiidae in Dominikanischem Bernstein, mit Anmerkungen zur morphologischen Variabilität (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea)

Cheiridiidae from Dominican Amber, with Notes on Morphological Variability (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Pseudoscorpionidea)

SMITHSONIAN
MAY 14 1982
LIBRARIES

Von Wolfgang Schawaller1), Ludwigsburg

Mit 12 Abbildungen und 3 Tabellen

Summary

From the Dominican amber four pseudoscorpions of the family Cheiridiidae (*Cryptocheiridium antiquum* n. sp.) are documented, three specimens of them originate from one piece of amber. This species is the first record of the family Cheiridiidae in Dominican amber, the first fossil of the genus *Cryptocheiridium* and the first record of this genus from the American hemisphere. With a body length between 0,54—0,72 mm the fossils belong to the smallest pseudoscorpions.

The morphological variability of the pedipalp proportions of the fossils are treated in detail and compared with the Recent species of this genus. It is the first investigation of the variability of fossils from the Dominican amber. The taxonomic importance of the morphological variability is pointed out.

Zusammenfassung

Aus dem Dominikanischem Bernstein werden vier Pseudoskorpione der Familie Cheiridiidae (*Cryptocheiridium antiquum* n. sp.) dokumentiert, wovon drei Exemplare in einem einzigen Bernsteinstück enthalten waren. Diese Art ist der Erstnachweis der Familie Cheiridiidae im Dominikanischen Bernstein, das erste Fossil der Gattung *Cryptocheiridium* und der Erstnachweis dieser Gattung von der Amerikanischen Hemisphäre. Mit einer Körperlänge zwischen 0,54—0,72 mm gehören die Fossilien zu den kleinsten Pseudoskorpionen.

---

1) Bernstein-Arachnida Nr. 8. — Nr. 7: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 73: 1—13 (1981). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Die morphologische Variabilität der Pedipalpen-Proportionen wird näher untersucht und mit der der rezenten Gattungsvertreter verglichen. Es ist dies die erste Variabilitäts-Untersuchung an Fossilien aus Dominikanischem Bernstein. Auf die taxonomische Bedeutung der morphologischen Variabilität wird hingewiesen.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. *Cryptocheiridium antiquum* n. sp. 3
  2.1. Beschreibung 3
  2.2. Beziehungen 7
  2.3. Verbreitung 9
  2.4. Morphologische Variabilität der Pedipalpen-Proportionen 10
3. Literatur 14

1. Einleitung

Die Cheiridiidae bilden die vierte Familie der Pseudoskorpione, von der Material aus Dominikanischem Bernstein in der Stuttgarter Bernsteinsammlung vorhanden ist. Erstnachweise anderer Familien aus diesem fossilen Harz wurden in dieser Zeitschrift bereits vorgestellt (Chernetidae: SCHAWALLER 1980a; Chthoniidae: SCHAWALLER 1980b; Cheliferidae: SCHAWALLER 1981).

Aus der Neuen Welt sind Fossilien der Familie Cheiridiidae bislang unbekannt. Die vorliegenden Inklusen werden als neue Art zur Gattung *Cryptocheiridium* gestellt, von der überhaupt noch keine Fossilien publiziert wurden. Es handelt sich zugleich um den Erstnachweis dieser Gattung von der Amerikanischen Hemisphäre, denn rezente Arten sind nur im tropischen Afrika, Asien und Australien verbreitet (Abb. 11). Aus der Familie Cheiridiidae sind fossile Arten nur aus dem Baltischen Bernstein (Zusammenfassung in SCHAWALLER 1978) und dem Rumänischen Bernstein (PROTESCU 1937) nachgewiesen, die jedoch anderen Gattungen *(Cheiridium, Apocheiridium)* angehören.

Die Bearbeitung dieser Inklusen des Dominikanischen Bernsteins stößt auf besondere Probleme, da die Angehörigen der Gattung *Cryptocheiridium* zu den kleinsten Pseudoskorpionen gehören: die Körperlänge der wenigen rezenten Arten liegt zwischen 0,75—1,1 mm, die der Fossilien bewegt sich zwischen 0,54 bis 0,72 mm. Zur morphologischen Rundumanalyse sind deshalb besonders starke Mikroskopvergrößerungen und — damit zusammenhängend — sehr geringe Objektivabstände nötig, die ein nahes Heranschleifen erfordern. Es erscheint einsichtig, daß nur im Bernstein Feinstrukturen dieser kleinen Tiere über Jahrmillionen konserviert werden können.

Es liegen vier adulte Inklusen dieser Familie vor, die als *Cryptocheiridium antiquum* n. sp. beschrieben werden. Drei dieser Tiere (2 ♀, 1 ♂) befanden sich in einem Bernsteinstück von ca. 55×40×15 mm Größe. Man kann daraus schließen, daß diese Tiere im Tertiär eng vergesellschaftet zusammen lebten — was auch rezent in dieser Familie vorkommt — und einer einzigen Population entstammen. Dies bietet eine Möglichkeit, die morphologische Variabilität der Pedipalpen-Proportionen näher zu untersuchen.

Den Kollegen Dr. G. BLOOS und Dr. D. SCHLEE danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

2. *Cryptocheiridium antiquum* n. sp.

Abb. 1—12

2.1. Beschreibung

Holotypus: ♂ aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-553-K-2.

Paratypen: 3 Exemplare aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-553-K-1 (♀), Do-553-K-3 (♀), Do-570-K-1 (♀). Die Paratypen Do-553-K-1/3 im gleichen Bernsteinstück wie der Holotypus.

Derivatio nominis: Der Artname ist vom lateinischen antiquus = alt abgeleitet.

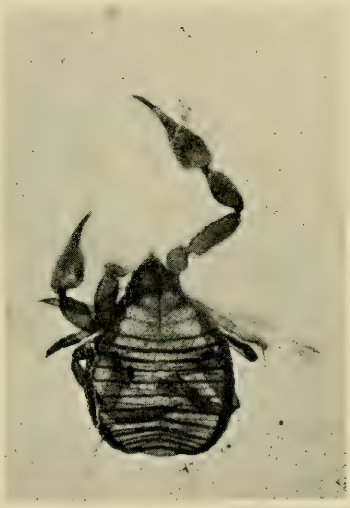


Abb. 1. *Cryptocheiridium antiquum* n. sp. (Holotypus ♂, Do-553-K-2). Gesamtansicht der Inkluse von dorsal. — Körperlänge: 0,54 mm.

Diagnose. — Erste Art der Gattung aus Dominikanischem Bernstein (Abb. 1), erste Art von der Amerikanischen Hemisphäre. Körperlänge: 0,54 bis 0,72 mm. Die Körner der gesamten Oberfläche durch Stege verbunden, Struktur deshalb netzförmig. 11 Tergite von oben sichtbar. Carapax-Hinterrand mit etwa 15 Zähnchen. Die basalen Tergite I—VIII am Hinterrand mit je 8—12 Zähnchen. Alle Körperborsten gebogen und gezähnt. Pedipalpen-Proportionen vgl. Tab. 1+3. Chaetotaxie der Pedipalpen-Chela vgl. Abb. 5. Galea des ♂ vgl. Abb. 6. Coxen von ♂ und ♀ vgl. Abb. 9—10.

Carapax (Abb. 2, 3). — Form dreieckig, an der Basis am breitesten; Verhältnis von medianer Länge zu maximaler Breite = 0,7—0,9 (kein Geschlechtsdimorphismus erkennbar). Vordere Querfurche tief und etwa in der Mitte des Carapax gelegen, subbasale nur sehr flach und kaum sichtbar; mediane Basalgrube kreisrund und deutlich. Oberfläche gleichmäßig stark granuliert, die Körnchen durch dünne Stege miteinander verbunden, so daß die Skulptur Netzcharakter hat (Inset in Abb. 2). Zwei kleine Linsenaugen im vorderen Carapax-Drittel vorhanden. Hinterrand des Carapax gerade oder median etwas nach hinten vorgezogen, auf der gesamten Breite mit etwa 15 Zähnchen. Vorderrand median mit auffällig kräftigem Borstenpaar, Form dieser Borsten schuhlöffelförmig mit distaler Einkerbung (Inset in Abb. 3). Carapax-Oberfläche vereinzelt mit Borsten besetzt, diese gebogen und gezähnt (Inset in Abb. 3).

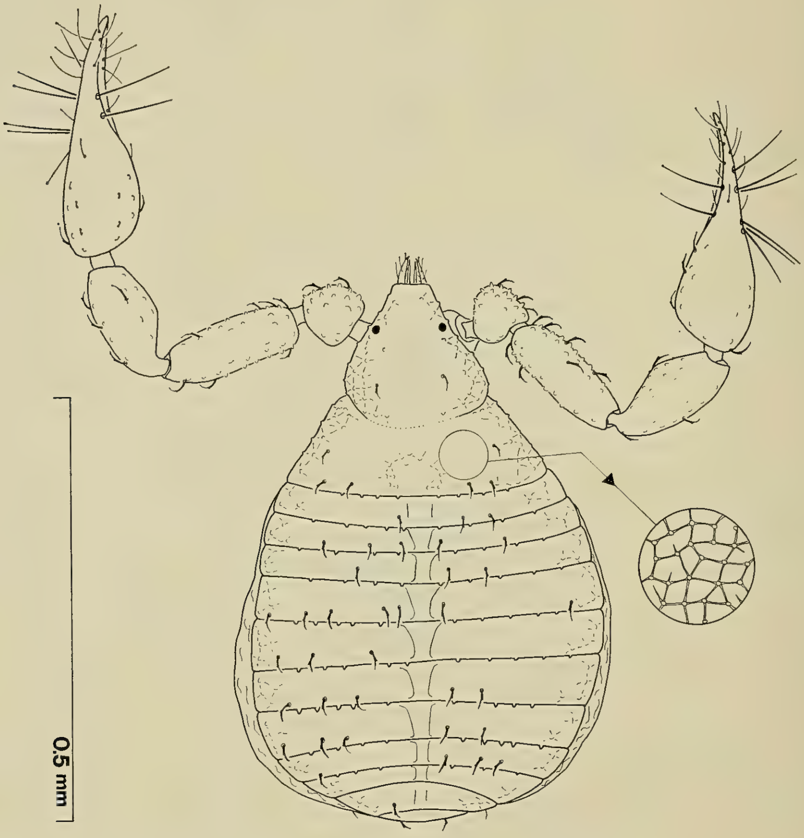


Abb. 2. *Cryptocheiridium antiquum* n. sp. (Paratypus ♀, Do-553-K-1). Gesamtansicht von dorsal, Beborstung auf Carapax und Tergiten nicht komplett sichtbar. — Inset: Netzförmige Oberflächenstruktur.

Cheliceren. — Beim ♂ (Inkluse Do-553-K-2) Galea einstämmig mit zwei lateralen Terminalästchen (Abb. 6), Struktur beim ♀ nicht feststellbar. Weitere Details nicht erkennbar.

Pedipalpen (Abb. 2—5). — Variabilität der Proportionen in beiden Geschlechtern vgl. Kap. 2.4.; absolute Maße vgl. Tab. 2. Femur 2,5—3,2×, Tibia 1,8—2,1×, Chela 2,8—3,4× länger als breit; Femur 1,2—1,3× länger als Tibia. Oberflächen-Granulation vor allem auf der Medialseite von Trochanter, Femur und Tibia kräftig; Stärke der Granulation nach distal gleichmäßig abnehmend und auf der Hand nur noch schwach, Finger fast glatt. Oberfläche aller Abschnitte unregelmäßig mit Borsten besetzt, diese wie auf Carapax und Tergiten gebogen und gezähnt. Chela mit insgesamt 8 Trichobothrien, Taxie vgl. Abb. 5; beweglicher Finger mit 2, fester Finger lateral mit 4 und medial mit 2 Trichobothrien. Fester Finger mit etwa 15 Zähnen, diese nach hinten geneigt und basalwärts kleiner werdend; beweglicher Finger mit etwa 10—12 Zähnen, diese ebenfalls nach hinten geneigt und bedeutend flacher als diejenigen des festen Fingers.

Coxen (Abb. 9—10). — Beborstung ohne näheres Heranschleifen nicht erkennbar, dazu müßten jedoch Teile der Beine geopfert werden. Coxa I—III beim ♂ und ♀ gleich gestaltet und nach hinten, wie bei Cheiridiiden üblich, an

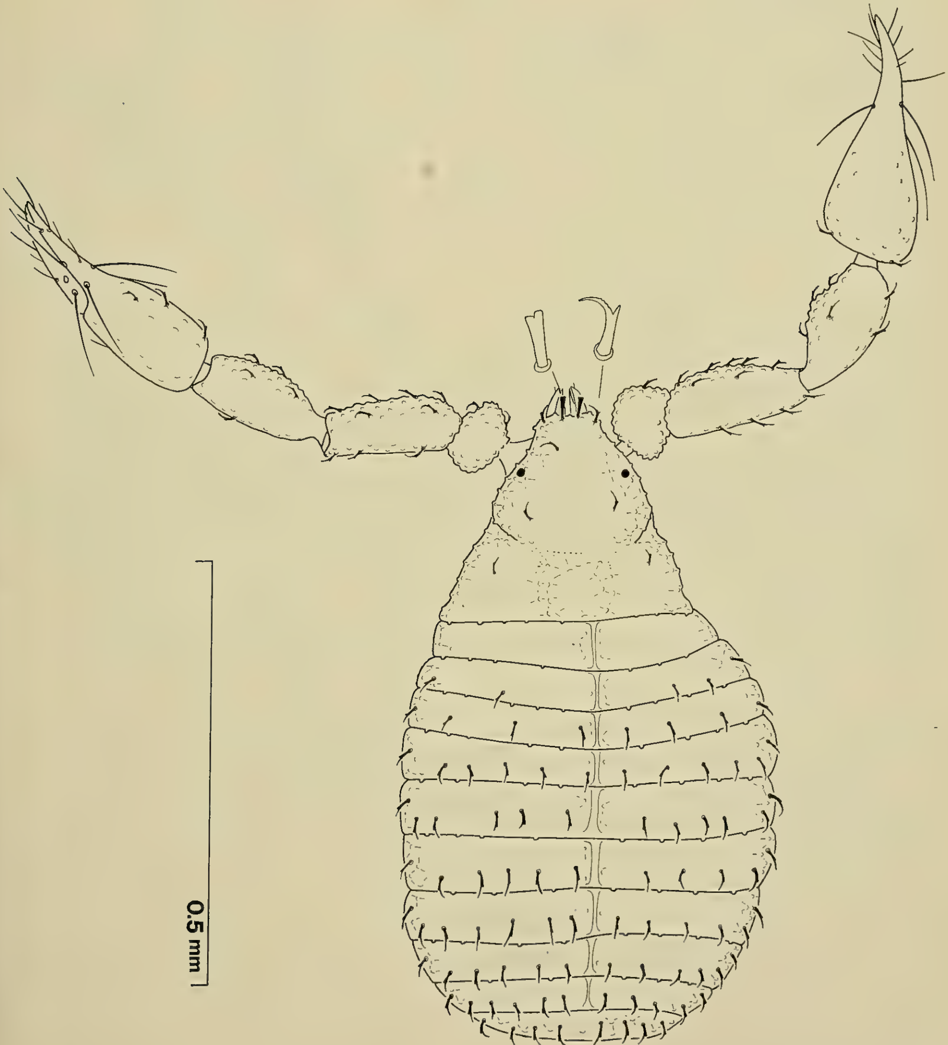


Abb. 3. *Cryptocheiridium antiquum* n. sp. (Paratypus ♀, Do-570-K-1). Gesamtansicht von dorsal, Beborstung auf Carapax und vorderen Tergiten nicht komplett sichtbar. Einzelne Borste des Carapax-Vorderrandes (links) und gezähnte Borste der Körperoberfläche (rechts) vergrößert herausgezeichnet.

Breite zunehmend. — ♂: Coxen IV einander medial nicht berührend und dort mit breiter Lücke. Hinterrand mit sehr schwachem Zähnchen jeweils am Beginn des medialen und lateralen Drittels (erkennbar nur bei Inkluse Do-553-K-2). — ♀: Coxen IV breiter als beim ♂ und einander medial auf der gesamten Länge berührend und möglicherweise verwachsen (durch die Harzeinbettung nicht sicher überprüfbar). Hinterrand am Beginn des lateralen Drittels mit sehr schwachem Zähnchen (erkennbar nur bei Inkluse Do-553-K-1).

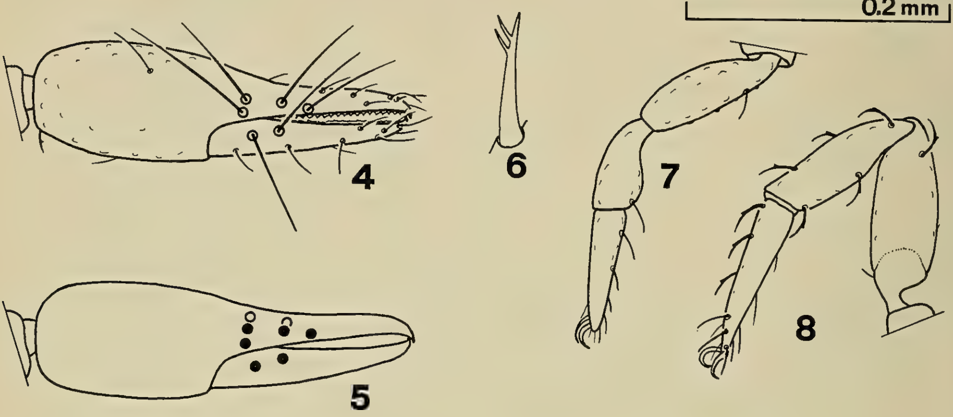


Abb. 4—8. *Cryptocheiridium antiquum* n. sp.
4: Pedipalpen-Chela von lateral mit kompletter Beborstung (Do-553-K-1). — 5: Chaetotaxie der Pedipalpen-Chela (Do-553-K-1); beweglicher Finger lateral mit 2 Tasthaaren, fester Finger lateral mit 4 und medial mit 2 Tasthaaren. — 6: ♂-Galea der linken Chelicere (Do-553-K-2); 6× größer als Maßstab gezeichnet. — 7: Bein I (Do-553-K-2). — 8: Bein IV (Do-553-K-1).

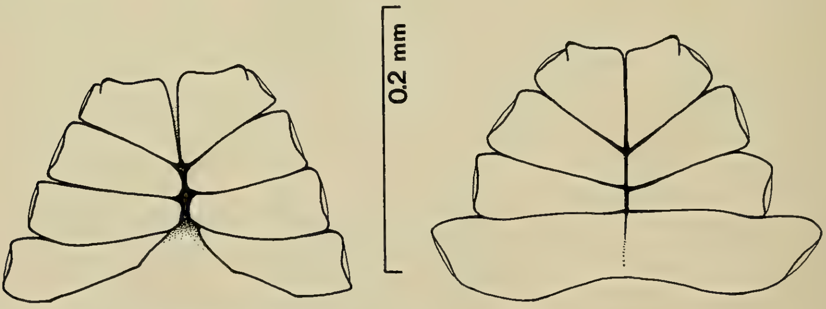


Abb. 9—10. *Cryptocheiridium antiquum* n. sp.
9: Coxalregion der Laufbeine beim ♂ (Do-553-K-2). — 10: Coxalregion der Laufbeine beim ♀ (Do-553-K-1). — Beborstung weggelassen.

Laufbeine (Abb. 7—8). — An allen vier Beinpaaren keine sichtbare Trennung zwischen Femur und Patella vorhanden. Tibia I 2,2×, Tibia IV 3,1× länger als breit. Tarsus I 1,2× länger als Tibia I, Tarsus IV ebenso lang wie Tibia IV. Borsten des Laufbeines I alle spitz und ungezähnt; diejenigen des Laufbeines IV teilweise gezähnt, besonders deutlich auf der Außenkante. Alle Beine ohne Tastborsten. Klauen einfach.

Abdomen (Abb. 2—3). — Mit 11 von oben sichtbaren Tergiten; Tergite I—X median geteilt, Tergit XI diesbezüglich nicht überprüfbar. Oberfläche aller Tergite mit netzartiger Skulptur wie auf dem Carapax. Die basalen Tergite I—VIII am Hinterrand mit Zähnchen, deren Zahl pro Tergit zwischen 8 und 12 schwankt. Tergit-Chaetotaxie: ?-8(?)-8-12-12-12-14-12-12-8(?)-?; diese Borsten alle stark gebogen und wie diejenigen des Carapax gezähnt.

2.2. Beziehungen

Innerhalb der Familie Cheiridiidae werden im traditionellen Sinne drei Unterfamilien anerkannt (Tab. 1): Pseudocheiridiinae (Gattungen *Pseudocheiridium, Afrocheiridium, Paracheiridium)*, Pycnocheiridiinae (Gattung *Pycnocheiridium)* und Cheiridiinae (Gattungen *Cheiridium, Nesocheiridium, Neocheiridium, Apocheiridium, Cryptocheiridium)*. Deren taxonomische Trennung erfolgt bislang jedoch ausschließlich typologisch und nicht unter Berücksichtigung von Synapomorphien. Solche sind (wie auch in den anderen Familien) überhaupt noch nicht bekannt. Erste Ansätze zur phylogenetischen Trennung zeigt VITALI-DI-CASTRI (1966) auf.

Bei den Gattungen der Pseudocheiridiinae ist die Coxa IV plattenartig vergrößert. Wertet man dieses Merkmal als Synapomorphie — wogegen keine Argumente zu sprechen scheinen — wäre damit die Monophylie dieser Unterfamilie erwiesen. Bei den hier behandelten Inklusen aus Dominikanischem Bernstein ist die Coxa IV dagegen einfach.

Die Pycnocheiridiinae nehmen eine „Intermediärstellung" zwischen den anderen beiden Unterfamilien ein. Bei den vorderen Beinpaaren ist wie bei den Pseudocheiridiinae eine deutliche Trennung zwischen Femur und Patella sichtbar, bei den hinteren Beinpaaren ist — wie bei den Cheiridiinae — eine solche Trennung nicht erkennbar. Wie bei den Cheiridiinae ist die Coxa IV nicht plattenartig vergrößert. Die Tastborsten-Zahl ist nur auf dem beweglichen Finger der Pedipalpen-Chela reduziert.

Die Cheiridiinae zeichnen sich durch unterschiedliche Reduktion der Tastborsten-Zahl auf beiden Fingern der Pedipalpen-Chela aus, was vielleicht als Synapomorphie dieser Gruppe gedeutet werden kann. Die Angehörigen von *Neocheiridium* und *Apocheiridium* besitzen nur noch ein Tasthaar auf dem beweglichen Pedipalpen-Finger, bei den rezenten Arten von *Cheiridium, Nesocheiridium* und *Cryptocheiridium* ebenso wie bei den Fossilien aus Dominikanischem Bernstein inserieren dort hingegen zwei.

Die rezenten Angehörigen von *Cryptocheiridium* besitzen alle in unterschiedlicher Ausprägung eine Zähnelung an den Hinterrändern von Carapax und einigen Tergiten. Dies werte ich als Synapomorphie dieser Gattung. Da die Inklusen eine solche Zähnelung auch besitzen, erscheint deren Zuordnung zu dieser Gattung gesichert. Auch die Gesamtzahl von 8 Trichobothrien und die Proportionen der Pedipalpen, insbesondere des Femur (Verhältnis Länge : Breite bei rezenten Arten = 2,5—3,3, bei den Inklusen = 2,5—3,2) sprechen für eine Zuordnung zu *Cryptocheiridium*. Die Arten der Gattungen *Cheiridium* und *Nesocheiridium*, die sich wie *Cryptocheiridium* durch zwei Tasthaare auf dem be-

	Trichobothrien-Zahl, insgesamt	Trichobothrien-Zahl, beweglicher Finger	Trichobothrien-Zahl, fester Finger	Coxa IV plattenartig vergrößert	Femur und Patella deutlich getrennt	Tergit-Zahl, von oben sichtbar	Pedipalpen-Femur, Länge : Breite
Pseudocheiridiinae							
Pseudocheiridium With 1906	12	4	8	+	+	10	2,6—3,2
Afrocheiridium Beier 1932	12	4	8	+	+	11	3,0
Paracheiridium Vachon 1928	12	4	8	+	+	11	3,0
Pycnocheiridiinae							
Pycnocheiridium Beier 1964	10	2	8	—	+—	11	2,7
Cheiridiinae							
Cheiridium Menge 1855	9	2	7	—	—	10	4,0—5,6
Apocheiridium Chamberlin 1924	7—8	1	6—7	—	—	11	3,2—4,6
Cryptocheiridium Chamberlin 1931	8—9	2	6—7	—	—	10—11	2,5—3,3
Neocheiridium Beier 1932	8	1	7	—	—	10	2,8—5,6
Nesocheiridium Beier 1957	9	2	7	—	—	10	4,4
Cryptocheiridium antiquum n. sp.	8	2	6	—	—	11	2,5—3,2

Tab. 1. Die rezenten Gattungen der Cheiridiidae und die Inklusen aus Dominikanischem Bernstein mit ausgewählten morphologischen Merkmalen. Die Zuordnung der Inkluse zur Gattung *Cryptocheiridium* erscheint gesichert.

weglichen Pedipalpen-Finger auszeichnen, besitzen dagegen insgesamt 9 Trichobothrien auf der Chela und einen viel gestreckteren Pedipalpen-Femur (Verhältnis L : B = 4,0—5,6).

Aus der Gattung *Cryptocheiridium* sind rezent nur fünf Arten beschrieben (*elgonense* Beier 1955, *subtropicum* Tullgren 1907, *australicum* Beier 1969, *philippinum* Beier 1977, *formosanum* Ellingsen 1912; Verbreitung vgl. Abb. 11); mit diesen stimmt *C. antiquum* n. sp. aus Dominikanischem Bernstein nicht überein. Exakt zu messende Merkmale wie die Pedipalpen-Proportionen der rezenten Arten und der Inklusen (Tab. 2) werden in Kap. 2.4. ausführlich behandelt. Weitere artspezifische Kennzeichen finden sich z. B. bei der Oberflächenstruktur und Zähnelung an den Hinterrändern von Carapax und Tergiten, Chaetotaxie der Pedipalpen-Chela, Zähnelung und Zahl der Körperborsten, Galea-Form und Form der Coxa IV (vgl. Diagnose), die bei rezenten Arten nach den Originalbeschreibungen ganz oder teilweise anders gestaltet sind.

2.3. Verbreitung

Fundnachweise rezenter *Cryptocheiridium*-Arten sind bislang nur aus Afrika, Asien und Australien publiziert (Abb. 11), auf der gesamten Amerikanischen Hemisphäre sind hingegen Vertreter der Gattung noch nicht gefunden worden. Dort leben heute nur Arten anderer Cheiridiiden-Gattungen (Nordamerika: Chamberlin 1924, 1932; Südamerika: Vitali-di-Castri 1962, 1969); die Gesamtfauna ist allerdings noch nicht ausreichend erfaßt. Die hier behandelten Inklusen des Dominikanischen Bernsteins sind nun der erste sichere Hinweis darauf, daß Angehörige dieser Gattung bereits im Tertiär zumindest den mittelamerikanischen Raum besiedelten. Es kann noch nicht entschieden werden, ob solche Formen dort heute ausgestorben sind oder bislang wegen der geringen Körpergröße übersehen wurden.

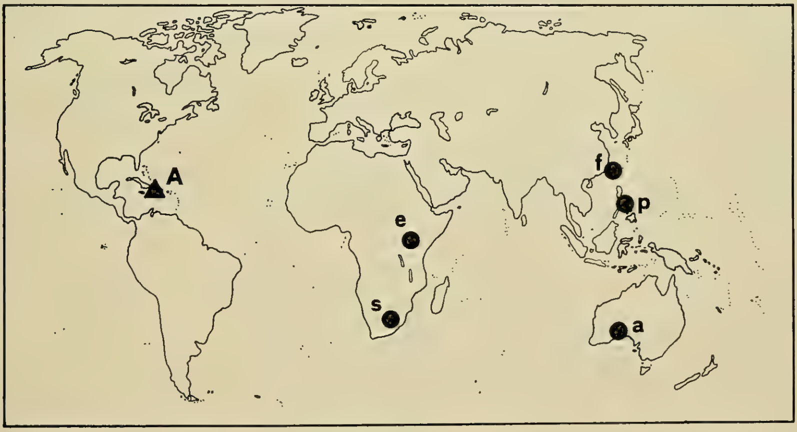


Abb. 11 Das Vorkommen der rezenten *Cryptocheiridium*-Arten (a: *australicum*, e: *elgonense*, f: *formosanum*, p: *philippinum*, s: *subtropicum*) und der tertiäre Gattungsnachweis in Mittelamerika im Dominikanischen Bernstein (A: *antiquum* n. sp.).

Einen entsprechenden Fall, bei dem im Dominikanischen Bernstein Tiere einer anderen Faunenregion vorkommen, beschreibt BARONI URBANI (1980). Damit kann die Bedeutung dieses Bernsteins als Fossillagerstätte nur unterstrichen werden; ähnliche zoogeographische Überraschungen sind von der Auswertung des großen vorhandenen Materials zu erwarten.

2.4. Morphologische Variabilität der Pedipalpen-Proportionen

Zur Untersuchung der morphologischen Variabilität erweisen sich die Pedipalpen-Proportionen als besonders geeignet, denn zum einen sind die Meßstrecken seit langer Zeit genau definiert (Inset in Abb. 12), zum anderen gelten diese Proportionen als artspezifische Kennzeichen. Kenntnisse der Variabilität sind immer nötig, um sichere Artgrenzen ziehen zu können. Natürlich ist die Basis von vier Inklusen für eine statistische Analyse zu klein. Da jedoch eine solche Untersuchung an fossilen Pseudoskorpionen überhaupt noch nicht vorliegt, scheinen diese Anmerkungen gerechtfertigt. Die Tatsache, daß drei der vier behandelten Exemplare einem einzigen Bernsteinstück entstammen, beweist, daß zumindest diese Tiere einer gemeinsamen Population angehörten.

Die Meßwerte der Pedipalpen (Länge und Breite von Femur, Tibia und Chela) und ausgewählte Verhältniswerte (Femur-L zu Femur-B, Tibia-L zu Tibia-B, Chela-L zu Chela-B, Femur-L zu Tibia-L) der Inklusen und der fünf rezenten *Cryptocheiridium*-Arten liegen tabellarisch (Tab. 2) und graphisch (Abb. 12) vor. Die Variationsbreite der Werte bei den Inklusen ist graphisch in derselben Abb. 12 sowie in Tab. 3 dargestellt. Aus diesen Angaben lassen sich folgende Schlüsse hinsichtlich der Variabilität der Pedipalpen-Proportionen ziehen:

1. Die Variationsbreite der absoluten Meßwerte bei den Inklusen ist geschlechtsspezifisch: Der Meßwert des ♂ paßt nicht in die Variationsbreite der ♀♀.
2. Die absoluten Meßwerte bei den Inklusen insgesamt (3 ♀, 1 ♂) weichen vom Mittelwert der Variationsbreite nach oben oder nach unten um 8—16 % ab.
3. Die Variationsbreite der Verhältniswerte bei den Inklusen ist nicht geschlechtsspezifisch.
4. Die Verhälniswerte bei den Inklusen insgesamt weichen vom Mittelwert der Variationsbreite nach oben oder nach unten um 4—13 % ab.
5. Die geringste Variationsbreite bei den Inklusen weist der Verhältniswert Femur-L zu Tibia-L auf, dieser schwankt um nur 4 % in beiden Richtungen um den Mittelwert.
6. Die Variationsbreiten der Verhältniswerte Femur-L zu Femur-B und Chela-L zu Chela-B überschneiden sich bei den Inklusen.
7. Die Verhältniswerte Femur-L zu Tibia-L aller rezenten Arten liegen außerhalb der Variationsbreite der Inklusen.
8. Die Verhältniswerte Femur-L zu Femur-B aller rezenten Arten liegen innerhalb der Variationsbreite der Inklusen.
9. Bei den Verhältniswerten Tibia-L zu Tibia-B und Chela-L zu Chela-B liegen die Werte der rezenten Arten teilweise innerhalb, teilweise außerhalb der Variationsbreite der Inklusen.

	Cryptocheiridium antiquum n. sp.				*C. australicum*	*C. elgonense*	*C. philippinum*	*C. subtropicum*	*C. formosanum*
	Inkluse ♂ Do-553-K-2	Inkluse ♀ Do-553-K-1	Inkluse ♀ Do-553-K-3	Inkluse ♀ Do-570-K-1					
Pedipalpen: Femur-L	155	176	200	179	254	308	192	205	290
Femur-B	52	55	62	72	78	108	78	74	90
Tibia-L	124	148	155	145	225	267	198	181	200
Tibia-B	59	71	76	79	94	117	93	88	110
Chela-L	262	286	320	272	396	442	362	326	360
Chela-B	83	87	93	97	125	167	144	103	150
Femur-L : Femur-B	2,98	3,20	3,23	2,49	3,26	2,85	2,46	2,77	3,23
Tibia-L : Tibia-B	2,10	2,08	2,04	1,84	2,40	2,28	2,13	2,06	1,82
Chela-L : Chela-B	3,16	3,29	3,44	2,80	3,17	2,65	2,51	3,16	2,40
Femur-L : Tibia-L	1,25	1,19	1,29	1,23	1,13	1,15	0,97	1,13	1,45
Carapax, mediane L	217	232	276	242	306	370	270	?	?
Carapax, maximale B	304	306	293	303	362	410	350	?	?
Carapax-L : Carapax-B	0,72	0,76	0,94	0,80	0,85	0,90	0,77	?	?
Körper-L	540	630	710	720	920	1000	750	850	1100

Tab. 2. Meß- und Verhältniswerte der vier *Cryptocheiridium antiquum* n. sp. aus Dominikanischem Bernstein in Vergleich mit den rezenten Arten der Gattung. Absolute Werte in [μm]. Die Werte der rezenten Arten wurden den Originalbeschreibungen entnommen; soweit vorhanden aus einer Abb., sonst nach Maßangabe.

	Beide Geschlechter (3 ♀♀, 1 ♂)			3 ♀♀			1 ♂
	Variationsbreite	Mittelwert der Variationsbreite	Abweichung in %	Variationsbreite	Mittelwert der Variationsbreite	Abweichung in %	Meß- und Verhältnis-Werte
Pedipalpen: Femur-L	155—200	177,5	± 12,7	176—200	188	± 6,4	155
Femur-B	52—72	62	± 16,1	55—72	63,5	± 13,4	52
Tibia-L	124—155	139,5	± 11,1	145—155	150	± 3,3	124
Tibia-B	59—79	69	± 14,5	71—79	75	± 5,3	59
Chela-L	262—320	291	± 10	272—320	296	± 8,1	262
Chela-B	83—97	90	± 7,8	87—97	92	± 5,4	83
Femur-L : Femur-B	2,49—3,23	2,86	± 12,9	2,49—3,23	2,86	± 12,9	2,98
Tibia-L : Tibia-B	1,84—2,10	1,97	± 6,6	1,84—2,08	1,96	± 6,1	2,10
Chela-L : Chela-B	2,80—3,44	3,12	± 10,3	2,80—3,44	3,12	± 10,3	3,16
Femur-L : Tibia-L	1,19—1,29	1,24	± 4	1,19—1,29	1,24	± 4	1,25

Tab. 3. Die Variationsbreite der Pedipalpen-Proportionen bei *Cryptocheiridium antiquum* n. sp. aus Dominikanischem Bernstein (Gesamtexemplare und getrennt nach Geschlechtern). Absolute Werte in [μm].

Inwieweit diese Ergebnisse allgemein gültig sind, muß erst durch Vergleichsuntersuchungen an Rezenten ermittelt werden. Man kann zunächst davon ausgehen, daß die Pedipalpen-Proportionen allein nur dann Unterschiede zwischen Arten aufzeigen können, wenn sie bei diesen um mehr als etwa 10 % voneinander abweichen. Dies trifft zu für den Unterschied zumindest der meisten Verhältniswerte zwischen *C. antiquum* n. sp. und den rezenten Arten. Ist dies nicht der Fall, müssen unbedingt andere Unterschiede — nicht nur morphologischer Art — zur ausreichenden Arterkennung vorhanden sein.

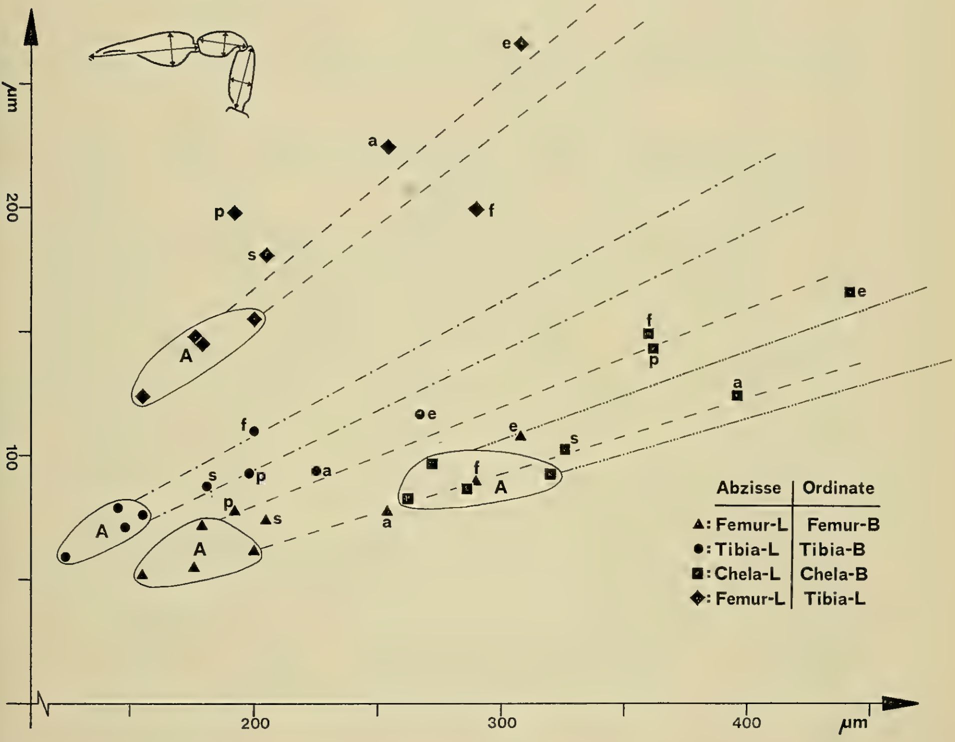


Abb. 12. Graphische Darstellung der Pedipalpen-Meßwerte in [µm] aus Tab. 2. Die jeweiligen Verhältniswerte der vier Inklusen sind durch Einkreisung zusammengefaßt (A: *antiquum* n. sp.). Die Verhältniswerte der rezenten Arten (a: *australicum*, e: *elgonense*, f: *formosanum*, p: *philippinum*, s: *subtropicum*) liegen inner- oder außerhalb der entsprechenden Variationsbreiten (Bereich zwischen zwei zusammengehörenden Strahlen) der Inklusen. Weitere Rückschlüsse in Kap. 2.4.

3. Literatur

Baroni Urbani, C. (1980): The First Fossil Species of the Australian Ant Genus *Leptomyrmex* in Amber from the Dominican Republic (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. III: Leptomyrmicini). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **62**: 1—10; Stuttgart.

Chamberlin, J. C. (1924): The Cheiridiinae of North America (Arachnida — Pseudoscorpionida). — Pan-Pacific Entomol., **1**: 32—40; San Francisco.

— (1932): On some false scorpions of the superfamily Cheiridioidea. — Pan-Pacific Entomol., **8**: 137—144; San Francisco.

Protescu, O. (1937): Étude géologique et paléobiologique de l'ambre roumain. Les inclusions organiques de l'ambre de Buzău. Première partie. — Buletinul Soc. Române Geol., **3**: 65—110; Bucuresti.

Schawaller, W. (1978): Neue Pseudoskorpione aus dem Baltischen Bernstein der Stuttgarter Bernsteinsammlung (Arachnida: Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **42**: 1—22; Stuttgart.

— (1980): Erstnachweis tertiärer Pseudoskorpione (Chernetidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **57**: 1—20; Stuttgart. — [1980a]

— (1980): Fossile Chthoniidae in Dominikanischem Bernstein, mit phylogenetischen Anmerkungen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **63**: 1—19; Stuttgart. — [1980b]

— (1981): Pseudoskorpione (Cheliferidae) phoretisch auf Käfern (Platypodidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Pseudoscorpionidea und Coleoptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **71**: 1—17; Stuttgart.

Vitali-di-Castri, V. (1962): La familia Cheiridiidae (Pseudoscorpionida) en Chile. — Invest. Zool. Chil., **8**: 119—142; Santiago.

— (1966): Observaciones biogeograficas y filogeneticas sobre la familia Cheiridiidae (Pseudoscorpionida). — Progresos en Biologia del Suelo, UNESCO, **1**: 379—386; Montevideo.

— (1969): Tercera nota sobre los Cheiridiidae de Chile (Pseudoscorpionida) con descripción de *Apocheiridium (Chiliocheiridium) serenense* n. subgen., n. sp. — Boletin Soc. Biol. Concepcion, **41**: 265—280; Concepcion.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. Schawaller, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 76	16 S.	Stuttgart, 15. 8. 1981

Über *Paracuariceras* und andere heteromorphe Ammoniten aus dem Macrocephalen-Oolith (Unter-Callovium, Dogger) des Schwäbischen Juras

On *Paracuariceras* and other heteromorph ammonites of the „Macrocephalen-Oolith" (Lower Callovian, Dogger) of the Swabian Jurassic

Von Gerd Dietl, Ludwigsburg

Mit 2 Tafeln und 2 Abbildungen

SMITHSONIAN MAY 14 1982 LIBRARIES

Summary

A local concentration of heteromorph ammonites in the „Macrocephalen-Oolith" (*macrocephalus*-Zone, Lower Callovian, Dogger) of the Swabian Jurassic is described. Most of them can be referred to 2 new species of *Paracuariceras* (*P. giganteum* n. sp., *P. acuforme* n. sp.). *Parapatoceras tuberculatum* is very rare. The three species are documented in all ontogenetic stages, and it was possible to reconstruct their shells completely.

Zusammenfassung

Es wird eine lokale Konzentration von heteromorphen Ammoniten aus dem Macrocephalen-Oolith (*macrocephalus*-Zone, Unter-Callovium, Dogger) des Schwäbischen Juras beschrieben. Die meisten von ihnen gehören 2 neuen Arten der Gattung *Paracuariceras* (*P. giganteum* n. sp., *P. acuforme* n. sp.) an. *Parapatoceras tuberculatum* ist sehr selten. Von den 3 Arten liegen alle ontogenetischen Stadien vor, so daß deren vollständige Gehäusegestalt rekonstruiert werden kann.

Einleitung

Über heteromorphe Ammoniten aus dem Callovium von Deutschland erschienen in den vergangenen drei Jahren zahlreiche Abhandlungen. So bearbeitete Hölder (1978) das schon von Benz & Potonié (1929) beschriebene Vorkommen von *Parapatoceras* am Süntel (östliches Wesergebirge, Niedersachsen). Munk (1979) entdeckte, wie schon früher Schmidtill (1940), heteromorphe Ammoniten in Bohrkernen aus dem fränkischen Unter-Callovium und beschrieb neben den schon von dort bekannten Parapatoceraten erstmals die Gattungen *Paracuariceras* und *Acuariceras*. Aus dem Unter-Callovium von Kandern (Südbaden) machte Mehl (1978) einen weiteren Fund von *Parapatoceras* bekannt. Schon Oppel (1856—58) hat aus dieser Gegend, und zwar von Vögisheim, nur wenige Kilometer nördlich von Kandern gelegen, einen „*Ancyloceras Calloviensis*“ beschrieben, der wohl aus dem gleichen stratigraphischen Niveau stammt.

Quenstedt (1848, 1856, 1886/87) beschrieb erstmals aus dem schwäbischen Callovium heteromorphe Ammoniten. Zeiss (1955) konnte zum ersten Mal genaue Angaben über das stratigraphische Lager von *Parapatoceras* in der Gegend von Blumberg (Südbaden) machen. Danach liegt dort das Hauptvorkommen von *Parapatoceras* in der *calloviense*-Zone. Die schon von Quenstedt (op. cit.) aus dem Ornaten-Ton von Württemberg beschriebenen Heteromorphen wurden von Potonié (1929) und Schindewolf (1963) revidiert, wobei letzterer auch neues Material zur Bearbeitung heranziehen konnte. Schindewolf (1963) beschrieb zum ersten Mal etwas ausführlicher die seltene Gattung *Acuariceras* und stellte anhand von südwestdeutschem Material die neue Heteromorphen-Gattung *Paracuariceras* auf. Dietl (1978) konnte diese Gattung erstmals außerhalb von Süddeutschland nachweisen, und zwar im Callovium des Dép. Ardèche (Südfrankreich). Das dortige Vorkommen liegt zwei Zonen tiefer (*macrocephalus*-Zone) als das in Südwestdeutschland (*jason*-Zone).

Bisher schien es so, als ob die heteromorphen Ammoniten aus dem südwestdeutschen Callovium nur Zufallsfunde seien. Neueste Grabungen im Macrocephalen-Oolith des Klingenbachtals oberhalb Bisingen-Thanheim (Zollernalb-südwestliche Schwäbische Alb) erbrachten aber das bisher wohl reichste Vorkommen heteromorpher Ammoniten im schwäbischen Ober-Dogger. Dabei handelt es sich überraschenderweise um die als sehr selten geltende Gattung *Paracuariceras*. Eine erste Erwähnung fand das neue Vorkommen schon in Dietl (1981), wo die stratigraphische Situation genauer beschrieben ist. Das gesamte vorliegende Material befindet sich in der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart (SMNS).

Dank

An der Grabung im Klingenbachtal, die vom Forstamt Balingen und von Oberförster P. Boss, Bisingen, genehmigt wurde, waren beteiligt: R. Hugger, A.-Onstmettingen, M. Kapitzke, Ludwigsburg, A. Lehmkuhl, Ludwigsburg, und M. G. Katzur, Stuttgart. R. Hugger stellte außerdem einen besonders wichtigen Fund zur Verfügung. Den größten Teil des Materials präparierte M. Kapitzke. K. Biller, A.-Onstmettingen, gab wertvolle Hinweise. Die Fotos fertigte H. E. Haehl, Stuttgart, an. Dr. G. Bloos, Ludwigsburg, sah das Manuskript durch. Allen genannten Personen und Behörden sei an dieser Stelle besonders gedankt.

Entdeckung

Bei Präparationsarbeiten an einem *Macrocephalites* von der Fundstelle im Klingenbachtal bemerkte der Verfasser ein stabförmiges Gebilde von etwa 3 mm Durchmesser mit Lobenlinien. Der Gedanke an *Paracuariceras* lag nahe, da diese Gattung in Südfrankreich schon in der *macrocephalus*-Zone nachgewiesen werden konnte (DIETL 1978). Eine Durchsicht des noch unpräparierten Materials von der Fundstelle ergab dann in kurzer Zeit etwa 50 weitere Exemplare dieser Gattung. *Paracuariceras* mußte demnach im erwähnten Aufschluß zumindest stellenweise sehr häufig sein. Eine alsbald durchgeführte Anpräparation der so gefundenen Exemplare ergab leider nur kurze Fragmente. Eine Suche an der Fundstelle im Abraum zeigte dann, daß die Paracuariceraten im Gestein leicht zu übersehen sind. Zudem bestehen Verwechslungsmöglichkeiten mit Serpeln, Belemniten, Dentalien und Grabgängen. Durch gezielte Suche konnten nun aus dem Abraum, der u. a. durch grabende Privatsammler sehr groß war, noch weitere 300—400 Exemplare geborgen werden. Dabei gelang auch der erste vollständigere Fund (Taf. 1, Fig. 3). Die Grabung im Anstehenden erbrachte weitere 200 Exemplare. Die genannten Verwechslungsmöglichkeiten und der wahrscheinlich nur auf normal aufgerollte Ammoniten eingestellte Blick des Fossilsammlers sind wahrscheinlich die Hauptgründe, weshalb man aus dem hiesigen Macrocephalen-Oolith die Paracuariceraten bisher nicht kannte, obwohl gerade in dieser Schicht seit Generationen besonders intensiv nach Fossilien gesucht wird. Die kräftig berippten, aber viel selteneren Parapatoceraten sind dagegen schon lange aus dem Macrocephalen-Oolith bekannt. Einige wenige Exemplare dieser Gattung wurden auch bei den jetzt durchgeführten Grabungen im Macrocephalen-Oolith gefunden.

Vorkommen und Material

Die neuen Funde von heteromorphen Ammoniten aus dem Macrocephalen-Oolith stammen aus einem Aufschluß, der 1980 durch umfangreiche Erdrutsche im Klingenbachtal oberhalb B.-Thanheim entstanden war. Seine genaue Lage ist in DIETL (1981: 2) beschrieben. Während zweier Grabungen (1980 und 1981) wurde die in ihm aufgeschlossene Schichtenfolge vom Ober-Bathonium (*aspidoides*-Zone) bis zum Unter-Callovium (*macrocephalus*-Zone) durch Nachgraben weiter freigelegt und auf Fossilien systematisch durchsucht. Es wurden bei dieser Gelegenheit über 1000 normal aufgerollte Ammoniten horizontiert geborgen und auf ihre biostratigraphische Aussage hin untersucht. Die ersten Ergebnisse dieser Untersuchung liegen vor (DIETL 1981). Daneben fanden sich insgesamt etwa 600 heteromorphe Ammoniten der Gattung *Paracuariceras*.

Bei der letzten Grabung im Spätwinter 1981 wurde die inzwischen zugerutschte alte Grabungsstelle mit Hilfe eines Baggers wieder geöffnet. Hierbei entstand ein Aufschluß von etwa 15—20 m Länge, in dem der Macrocephalen-Oolith auf eine Breite von durchschnittlich 2 m freigelegt werden konnte. Die letzte Grabung galt besonders den heteromorphen Ammoniten, da die meisten früheren Funde von der alten Abraumhalde stammen und daher sehr unvollständig sind (siehe vorangegangenes Kapitel). Bei dieser letzten Grabung bestätigte sich die schon früher anhand des Haldenmaterials gemachte Beobachtung, daß die Paracuariceraten nur in einer Ecke des Aufschlusses besonders häufig waren. Die übrigen Bereiche des Aufschlusses waren frei von Paracuariceraten oder erbrachten nur einige wenige Exemplare. Die Ausdehnung dieser Anhäufung konnte aus grabungstechnischen Gründen nicht ermittelt werden. Im Bereich der Anhäufung waren die Paracuariceraten stellenweise so häufig, daß Konzentrationen ähnlich den bekannten „Belemniten-Schlachtfeldern" QUENSTEDT's gefunden wurden (siehe Taf. 2, Fig. 6, 7). In diesen „*Paracuariceras*-Schlachtfeldern" liegen die Heteromorphen meistens völlig regellos. Bei Gruppenfunden mit höchstens 3 Exemplaren kann man hin und wieder die Tendenz zur Einsteuerung beobachten. In den beiden angeführten Fällen überwiegen Konzentrationen von kurzen Fragmenten der stabförmigen Gehäuse. Auffallenderweise sind in dem Bereich der Anreicherung der Paracuariceraten auch kleine oppeliide Ammoniten etwas häufiger. Die übrigen Ammoniten, wie Perisphincten, Macrocephaliten, Bullatimorphiten usw. scheinen dagegen in ihrer Häufigkeit keinerlei Beziehung zu der anscheinend lokalen Konzentration der Paracuariceraten zu haben. Die Ursache für diese lokale Konzentration der Paracuariceraten ist nicht bekannt.

Die heteromorphen Ammoniten im Macrocephalen-Oolith des Aufschlusses im Klingenbachtal sind auf die sogenannte Hauptbank (siehe DIETL 1981: 4 u. Abb. 1) beschränkt. Diese Hauptbank stellt einen etwa 15—20 cm mächtigen eisenoolithischen, splittrigharten Kalkmergelhorizont dar, in dem die Ooide unsortiert und oft wolkenartig angereichert auftreten. Unterlagert wird die Hauptbank von der 10—15 cm mächtigen Basis-Mergellage des Macrocephalen-Ooliths (DIETL 1981: 4 u. Abb. 1), für die das ziemlich häufige Auftreten von *Kepplerites keppleri* typisch ist. Diese Art wurde dagegen bisher nicht in der Fundschicht von *Paracuariceras* gefunden. Sowohl die basale Mergellage als auch die Hauptbank gehören zur *macrocephalus*-Subzone, und damit zum tiefsten Bereich des Calloviums. Die auf die Hauptbank folgenden etwa 30 cm mächtigen oolithischen Tone führen anscheinend ebensowenig wie die Basis-Mergellage heteromorphe Ammoniten. Vielleicht ist dies aber nur die Folge schlechter Erhaltung, da in den Tonen alle Ammoniten flachgedrückt sind und so die zierlichen, stabförmigen Gebilde von *Paracuariceras* besonders schwer zu erkennen sein dürften.

Um festzustellen, ob *Paracuariceras* auch an anderen Lokalitäten im Macrocephalen-Oolith vorkommt, wurde in anderen Aufschlüssen im entsprechenden stratigraphischen Niveau nachgesehen. Aufgrund der schlechten Aufschlußsituation im schwäbischen Ober-Dogger standen nur zwei Aufschlüsse zur Verfügung. Der eine liegt am Hörnle oberhalb von Bisingen-Thanheim, nur etwa 1 km südlich vom Hauptaufschluß. Dort gelang nach mühevoller, stundenlanger Suche mit mehreren Personen nur ein einziger Fund eines unvollständigen *Paracuariceras* (SMNS Nr. 26327). Ein weiterer *Paracuariceras*-Rest (SMNS Nr. 26328) fand sich dann auch noch im Macrocephalen-Oolith (Rotes Erzlager) von Geisingen an der Donau, etwa 50 km südlich vom Klingenbachtal. *Paracuariceras* dürfte somit im Macrocephalen-Oolith im entsprechenden stratigraphischen Niveau überall zu finden sein, angesichts seiner Seltenheit allerdings nur bei intensiver Suche.

Erhaltung

Die Erhaltung der Paracuariceraten im Macrocephalen-Oolith des Klingenbachtals ist teilweise vorzüglich. Alle Exemplare sind mit Schale überliefert, lassen sich aber nicht immer mit dieser aus dem Gestein heraustrennen. Während der Phragmokon in der Regel kalzitisch ist, zeigt die Wohnkammer eine Verfüllung mit Sediment (siehe Taf. 2, Fig. 1). Die Mehrzahl der Exemplare ist schon vor ihrer Einbettung zerbrochen. Vollständigere Exemplare sind selten, auch ihnen fehlen in der Regel Anfangswindung und Altersmundsaum. Dennoch ist es anhand des großen Materials gelungen, alle Gehäusestadien zu dokumentieren und daraus eine Rekonstruktion des Gehäuses der so eigentümlichen heteromorphen Ammoniten-Gattung *Paracuariceras* zu geben (siehe Abb. 2).

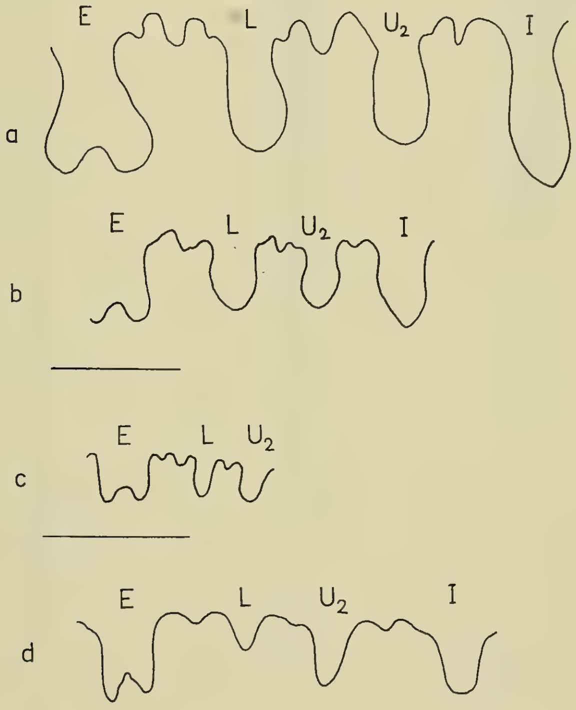


Abb. 1. Alterssuturen bei der Gattung *Paracuariceras.*

a. *P. giganteum* n. sp., vorletzte Sutur im Bereich der Lobendrängung bei einer Röhrenhöhe von 4,7 mm.
Macrocephalen-Oolith (Hauptbank); *macrocephalus*-Zone, Unter-Callovium. Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim, Zollernalb, Schwäbische Alb/SW-Deutschland. SMNS Nr. 26313.

b. *P. giganteum* n. sp., Holotypus, bei einer Röhrenhöhe von 3,2 mm. Exemplar von Taf. 1, Fig. 1. SMNS Nr. 26309.

c. *P. acuforme* n. sp., Holotypus, bei einer Röhrendicke von 2,8 mm. Exemplar von Taf. 1, Fig. 11. SMNS Nr. 26321.

d. *P. incisum,* Lobenlinie nach SCHINDEWOLF (1963: Abb. 3f).

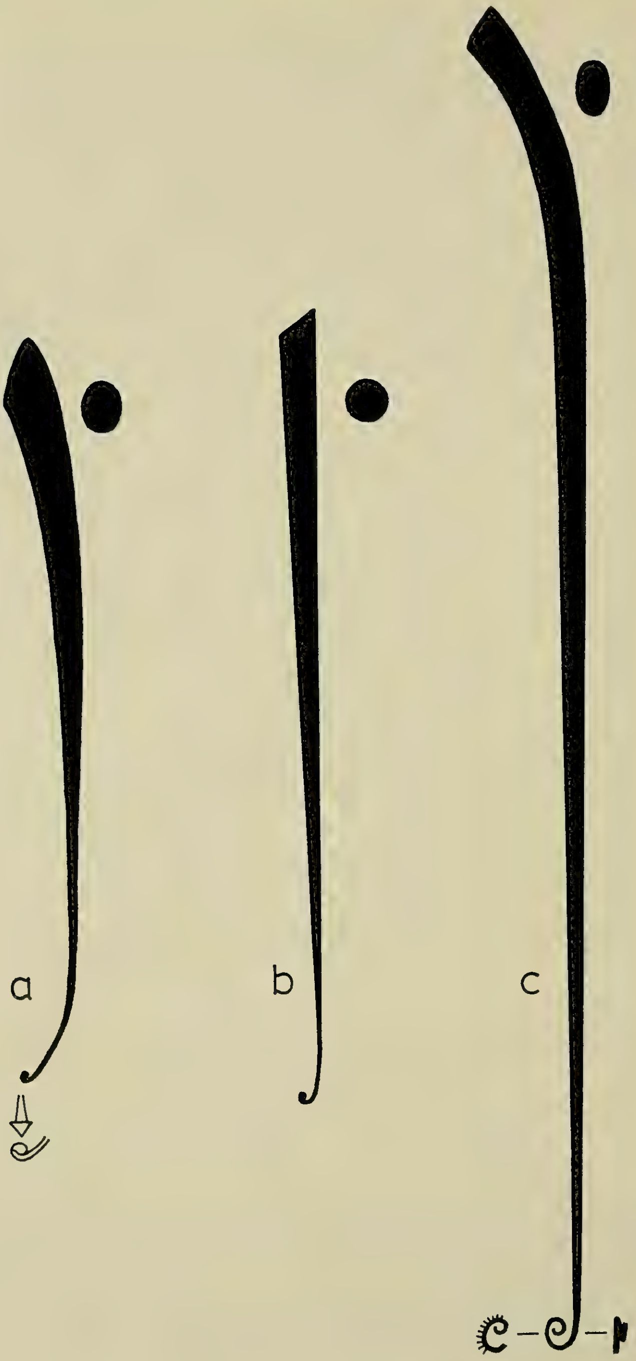


Abb. 2. Gehäuserekonstruktionen, überwiegend anhand der Neufunde aus dem Macrocephalen-Oolith vom Klingenbachtal.
a. *Paracuariceras giganteum* n. sp.
b. *Paracuariceras acuforme* n. sp.
c. *Parapatoceras tuberculatum*
Alle Figuren etwa in natürlicher Größe.

Taxionomie

Genus *Paracuariceras* SCHINDEWOLF, 1963

Die genaue Beschreibung der Gattung und auch die Diffentialdiagnose zur ähnlichen Gattung *Acuariceras* ist bei SCHINDEWOLF (1963) zu finden. Mit den im folgenden neu beschriebenen Arten umfaßt die Gattung *Paracuariceras* nun 3 Arten.

Paracuariceras giganteum n. sp.

Taf. 1, Fig. 1—6; Taf. 2, Fig. 1, 2 u. 5; Abb. 1a, b; Abb. 2a

Holotypus: Original zu Taf. 1, Fig. 3 und Abb. 1b; SMNS Nr. 26309.

Locus typicus: Im Klingenbachtal östlich der Gemeinde Bisingen-Thanheim, Zollernalb, Schwäbische Alb, Baden-Württemberg/SW-Deutschland.

Stratum typicum: Macrocephalen-Ooolith (Hauptbank: DIETL 1981), Unter-Callovium, *macrocephalus*-Zone, *macrocephalus*-Subzone.

Derivatio nominis: Im Vergleich zur Typusart *P. incisum* von riesenhaftem Wuchs = lat. giganteus.

Diagnose: Art der Gattung *Paracuariceras* mit leicht gebogenem, stabförmigem Gehäuse und hochovalem Röhrenquerschnitt.

Beschreibung: Das Gehäuse ist annähernd stabförmig gestreckt. Eine leichte Krümmung in der Dorsoventral-Ebene nach dorsal ist charakteristisch. Zur Ausbildung des Anfangsstadiums siehe unter *P.* sp. juv. indet. Der Röhrenquerschnitt ist zumindest im adulten Stadium leicht hochoval. Der Mundsaum verläuft schräg und trägt dichtstehende Anwachsstreifen (siehe Taf. 2, Fig. 2). Die maximale Gehäuselänge dürfe bei etwa 10 cm liegen. Die Wohnkammer ist beim ausgewachsenen Individuum wenig über 4 cm lang. Die bisher größte gemessene Röhrendicke liegt bei 6,5 mm. Beim Holotypus nimmt die Röhrendicke auf einer Länge von 84 mm um 4,7 mm von 1,5 mm bis auf 6,2 mm zu. Das entspricht einem Dickenzuwachs von etwa 5,5 % der Längenzunahme.

Die Lobenlinie ist auf die Elemente E L U_2 I reduziert. Nur die Sättel sind leicht zerschlitzt. Eine Ziselierung ist nur andeutungsweise vorhanden. Der E und der I sind die tiefsten Lobenelemente. Der U_2 und der L greifen mit geringen Schwankungen in etwa gleichtief zurück (Abb. 1a, b). Der I zeigt schwache Ansätze zu einer trifiden Ausgestaltung. Bei adulten Exemplaren drängen sich deutlich die letzten 3—4 Suturen. Dies ist meistens bei einem Durchmesser von etwa 5 mm der Fall. Die Septalflächen stehen verhältnismäßig weit auseinander. Auf 3 cm Länge (gemessen im vorderen Bereich des Phragmokons) kommen beim Holotypus 16 Suturen.

Die Skulptur ist allgemein schwach. Sie besteht aus leicht unregelmäßig angeordneten, wulstigen und oft breiten Rippen. Die Rippen sind stark abgeschwächt und verlaufen deutlich protrakt. Als weiteres Skulpturmerkmal kommt eine feine Längsstreifung hinzu, die aber nur bei Streiflicht deutlich sichtbar wird. Sie ist sowohl bei Schalenerhaltung als auch auf dem Steinkern erkennbar und tritt anscheinend nur im Bereich der Wohnkammer adulter Exemplare auf.

Paracuariceras cf. *giganteum* n. sp.

Unter dieser Bestimmung liegt ein etwa 6,5 cm langes Exemplar (SMNS Nr. 26339) vor, das durch seine besonders weit auseinanderstehenden Suturen (11 auf eine Länge von 3 cm im vorderen Bereich des Phragmokons) sich von allen anderen Paracuariceraten aus dem Macrocephalen-Oolith unterscheidet. Das Stück ist außerdem nicht nach dorsal sondern leicht nach ventral gebogen. Vielleicht liegt hier eine Anomalie vor. Die übrigen Merkmale ordnen jedoch das Exemplar in die Nähe von *P. giganteum* n. sp. ein.

Paracuariceras sp. juv. indet.

Taf. 2, Fig. 3, 4

Es handelt sich bei den unter dieser Bestimmung aufgeführten Exemplaren um jugendliche Individuen mit einem Durchmesser unter 1,5 mm, die aufgrund ihrer geringen Größe nicht bestimmbar sind. Sie stellen aber mit Sicherheit die Jugendstadien der beiden neuen beschriebenen Arten dar. In diesem frühen Stadium sind weder der Gehäusequerschnitt noch die Skulptur erkennbar. Wahrscheinlich sind alle Jugendexemplare von *Paracuariceras* in diesem Größenstadium leicht gebogen, wie dies schon Schindewolf (1963: Taf. 6, Fig. 8) bei seinem viel kleinerwüchsigen, aber adulten *P. incisum* gezeigt hat.

Das Exemplar von Taf. 2, Fig. 4 zeigt den embryonalen Windungsteil in der Ventralansicht. Man erkennt hier, daß dieser dicker ist als die sich anschließenden gestreckten Gehäuseteile. Das Exemplar von Taf. 2, Fig. 3 zeigt die Embryonalwindung in Lateralansicht. Hier ist unter dem Binokular deutlicher als in der fotographischen Darstellung zu erkennen, daß um den Protoconch die Gehäuseröhre nur um eine halbe Windung aufgerollt ist. Die Paracuariceraten sind damit die am weitesten entrollten heteromorphen Ammoniten des Doggers.

Paracuariceras acuforme n. sp.

Taf. 1, Fig. 9—14; Abb. 1c; Abb. 2b

Holotypus: Original zu Taf. 1, Fig. 11; SMNS Nr. 26321.

Locus typicus: Im Klingenbachtal östlich der Gemeinde Bisingen-Thanheim, Zollernalb, Schwäbische Alb, Baden-Württemberg/SW-Deutschland.

Stratum typicum: Macrocephalen-Oolith (Hauptbank: Dietl 1981), Unter-Callovium, *macrocephalus*-Zone, *macrocephalus*-Subzone.

Derivatio nominis: aufgrund der nadelförmigen Gestalt; Nadel = lat. acus, Form = lat. forma.

Diagnose: Art der Gattung *Paracuariceras* mit stabförmig gestrecktem Gehäuse und kreisförmigem Röhrenquerschnitt.

Beschreibung: Das Gehäuse ist anscheinend bis in den Bereich der dünneren Gehäuseabschnitte stabförmig gestreckt. Zur Ausbildung des Anfangsstadiums siehe unter *Paracuariceras* sp. juv. indet. Der Gehäusequerschnitt ist in allen Wachstumsstadien kreisförmig. Eine vollständige Altersmündung ist bisher nicht bekannt, dürfte aber der von *P. giganteum* n. sp. sehr ähnlich sein. Die maximale Gehäuselänge liegt bei etwa 10 cm. Die Wohnkammer macht beim adulten Exemplar etwas weniger als die Hälfte der Gesamtlänge aus. Die größte gemessene Röhrendicke (Exemplar SMNS Nr. 26326) liegt bei 6,5 mm. Beim

Holotypus nimmt die Röhrendicke auf einer Länge von 86 mm von 1,5 mm auf 6,2 mm zu; das ergibt eine Dickenzunahme von 6,2 mm, die etwa 4,5 % der Längenzunahme entspricht.

Die Lobenlinie ist auf die Elemente E L U_2 I reduziert. Nur die Sättel sind leicht zerschlitzt. Der U_2 und der L greifen mit geringen Schwankungen etwa gleichtief zurück; bei einzelnen Suturen kann gelegentlich auch der U_2 ein wenig tiefer als der L zurückgreifen. Die Lateralsutur hängt in der Regel leicht zurück. Die Septalflächen stehen enger als bei *P. giganteum* n. sp. Auf eine Länge von 3 cm (gemessen im vorderen Bereich des Phragmokons) kommen beim Holotypus 20 Suturen. Die Skulptur besteht aus stark abgeschwächten, protrakten Rippen. Wie bei *P. giganteum* n. sp. tritt auch bei *P. acuforme* n. sp. eine feine Längsstreifung auf (siehe Taf. 1, Fig. 9).

Paracuariceras sp.

Taf. 1, Fig. 7, 8

Nur 2 Exemplare fallen aufgrund ihrer Skulptur aus dem vorherrschenden Erscheinungsbild von *Paracuariceras* heraus. Es handelt sich bei diesen 2 Exemplaren außerdem nur um kurze Fragmente, die nichts Genaueres über die Gesamtgestalt aussagen. So kann weder mit den beiden neuen Arten befriedigend verglichen werden, noch kann ausgeschlossen werden, daß es sich hier um eine dritte neue Art handelt.

Vergleich der Arten der Gattung *Paracuariceras*

Die beiden neuen Arten *P. giganteum* n. sp. und *P. acuforme* n. sp. unterscheiden sich von der Typusart *P. incisum* in mehreren Merkmalen deutlich. Der auffallendste Unterschied liegt in der Adultgröße. *P. incisum* wird nur etwa 1/3 so groß wie die beiden neuen Arten aus der *macrocephalus*-Zone. *P. incisum* ist außerdem noch unregelmäßiger berippt. Seine Rippen sind noch stärker abgeschwächt. In der Lobenlinie bestehen ebenfalls deutliche Unterschiede. Bei *P. incisum* ist der U_2 immer deutlich tiefer als der L (SCHINDEWOLF 1963: Abb. 6 u. 7; Abb. 1d in vorliegender Arbeit). Bei den beiden neuen Arten ist nur in den allerdünnsten Gehäusestadien (bei einem Durchmesser unter 1 mm) in einigen Fällen der U_2 schwach tiefer als der L. Sonst sind bei *P. giganteum* n. sp. und *P. acuforme* n. sp. der L und der U_2 mit geringen Schwankungen gleichtief, wobei innerhalb der Suturenabfolge bei ein und demselben Exemplar gelegentlich sogar der L etwas tiefer als der U_2 greifen kann.

Die beiden neuen Arten unterscheiden sich voneinander erst in späteren Gehäuseabschnitten eindeutig. Die deutlichsten Unterschiede liegen im Gehäusebau. *P. giganteum* n. sp. ist in der Regel im Bereich der Dorsoventral-Ebene nach dorsal gekrümmt, während *P. acuforme* n. sp. immer nadelförmig gestreckt ist. *P. giganteum* n. sp. zeigt außerdem im adulten Stadium einen leicht hochovalen Röhrenquerschnitt (Wh/Wb = 6,3 mm / 5,5 mm beim Exemplar von Taf. 1, Fig. 4), *P. acuforme* n. sp. dagegen immer einen kreisförmigen. Außerdem nimmt bei *P. giganteum* n. sp. die Röhrendicke erheblich rascher zu. Leichte Unterschiede bestehen auch in der Skulptur. So stehen bei *P. acuforme* n. sp. die Rippen etwas regelmäßiger und sind auch ein wenig breiter.

In der Ausbildung der Lobenlinie lassen sich lediglich geringfügige Unterschiede erkennen. So scheint nur bei *P. giganteum* n. sp. der I Ansätze zu trifider Ausbildung zu haben. Bei *P. acuforme* n. sp. hängt die Sutur im Bereich der Flanke leicht zurück (Abb. 1c). Bei *P. giganteum* n. sp. stehen die Septen deutlich weiter auseinander als bei *P. acuforme* n. sp. Bei beiden Arten können hin und wieder aberrante Abweichungen von den oben genannten Merkmalen vorkommen, so zum Beispiel Knicke oder Biegungen im Verlauf des Gehäuses (Taf. 1, Fig. 6, 13, 14), die wohl nur zum Teil auf mechanische Deformation zurückzuführen sind.

Bemerkungen: Trotz der großen Anzahl der zur Untersuchung vorliegenden Exemplare von *Paracuariceras* war es nur möglich, eine verhältnismäßig kleine Zahl zu bestimmen. Dies hat seine Ursache darin, daß die meisten Stücke unbestimmbare Jugendexemplare oder unbestimmbare kurze Fragmente sind. Hinzu kommt noch, daß die meisten Exemplare nicht vollkommen aus dem Gestein freigelegt werden konnten, so daß der für die Bestimmung wichtige Röhrenquerschnitt nicht sichtbar ist. Deshalb war es z. B. nicht möglich, Angaben über das Häufigkeitsverhältnis der beiden neuen Arten zu machen.

Genus *Parapatoceras* Spath, 1924

Parapatoceras tuberculatum (Baugier & Sauzé)

Taf. 2, Fig. 8, 9; Abb. 2c

Synonymie und ausführliche Beschreibung der Art siehe bei Dietl (1978: 44).

Die Funde aus dem Macrocephalen-Oolith, die nur aus 3 unvollständigen Exemplaren bestehen, sollen nur insoweit beschrieben werden, als sie Neues zur Art *P. tuberculatum* beitragen. Dies ist insbesondere bei der Gehäusegestalt der Fall.

Das Exemplar von Taf. 2, Fig. 8 stellt den wohl bisher vollständigsten Fund von *P. tuberculatum* dar. Außerdem wurde eine Jugendwindung gefunden (Taf. 2, Fig. 9), die zum ersten Mal in großer Vollständigkeit die Gehäusegestalt im frühesten Jugendstadium zeigt. Danach ist das Gehäuse bis zu einem Röhrendurchmesser von etwa 1 mm uhrfederförmig entrollt. Dann setzt der Übergang zum stabförmigen Gehäuseverlauf ein, wie das vorliegende Exemplar gerade noch zeigt. Die Jugendspirale ist außerdem leicht helicoid. Für die Rekonstruktionszeichnung in Abb. 2c wurde auch südfranzösisches Material hinzugezogen, da sich unter diesem ein Fragment (SMNS Nr. 26329) fand, das zwischen den vorliegenden Gehäusestadien aus dem hiesigen Macrocephalen-Oolith vermittelt.

Ergänzungen zur Kenntnis der Skulptur: Auf den externen Knoten der uhrfederförmigen Jugendwindung sitzen Hohlstacheln auf. Ob solche Hohlstacheln ursprünglich auch auf den späteren Gehäusestadien aufsaßen, ließ sich anhand des vorliegenden Materials nicht feststellen.

Das Exemplar von Taf. 2, Fig. 8 zeigt Lobendrängung und ist demnach ausgewachsen. Der vordere Teil der Wohnkammer fehlt, so daß weiterhin die genaue Form der Mündung unbekannt bleibt. Insgesamt gesehen basiert aber die neue Rekonstruktion auf mehr gesicherten Tatsachen als die von Dietl (1978: Abb. 7g) gegebene, insbesondere zeigt sie jetzt zum ersten Mal die Gestalt der frühesten Jugendstadien.

Literatur

BENTZ, A. & POTONIÉ, R. (1929): Ein Fundpunkt von *Spiroceras* nov. sp. im Oberen Dogger des Wesergebirges. — Cbl. Mineral., Geol., Paläont., B, **1929**: 27—31; Stuttgart.

DIETL, G. (1978): Die heteromorphen Ammoniten des Dogger. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **33**: 97 S., 20 Abb., 11 Taf.; Stuttgart.

— (1981): Über *Macrocephalites* (Ammonoidea) aus dem Aspidoides-Oolith und die Bathonium/Callovium-Grenzschichten der Zollernalb (SW-Deutschland). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **68**: 15 S., 5 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

HÖLDER, H. (1978): Ammoniten der Gattung *Parapatoceras* aus dem Oberen Mitteljura des Süntels (östliches Wesergebirge, Niedersachsen). — Paläont. Z., **52**: 280—304, 16 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

MEHL, J. (1978): *Parapatoceras tuberculatum* (BAUGIER & SAUZÉ, 1843), ein heteromorpher Ammonit aus dem Callovium von Kandern/Südbaden. — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., **68**: 95—101, 1 Abb.; Freiburg i. Br.

MUNK, CH. (1979): Heteromorphe Ammoniten aus dem Unter-Callovium („Macrocephalen-Schichten") vom Westrand der Nördlichen Frankenalb (S-Deutschland). — Paläont. Z., **53** (3/4): 220—229, 6 Abb.; Stuttgart.

OPPEL, A. (1856—58): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **12—14**, 857 S., 64 Taf., 1 Karte; Stuttgart.

POTONIÉ, R. (1929): Die ammonitischen Nebenformen des Dogger (*Apsorroceras, Spiroceras, Parapatoceras*). — Jb. preuß. geol. Landesanst., **50**: 217—261, Taf. 17—19; Berlin.

QUENSTEDT, F. A. (1845—1849): Petrafaktenkunde Deutschlands. 1. Cephalopoden. IV + 580 S., 36 Taf.; Tübingen (Fues).

— (1856—58): Der Jura. VI + 842 S., 42 Abb., 100 Taf.; Tübingen (H. Laupp).

— (1886—87): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. 2. Der Braune Jura. 441—815, Taf. 55—90; Stuttgart (Schweizerbart).

SCHINDEWOLF, O. H. (1963): *Acuariceras* und andere heteromorphe Ammoniten aus dem oberen Dogger. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **116/2**: 119—148, 14 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.

SCHMIDTILL, E. (1940): *Parapatoceras distans* var. *macrocephalum* QUENST. aus den Macrocephalen-Schichten bei Staffelstein. — Z. deutsch. geol. Ges., **92**: 393—396, Taf. 15; Berlin.

SPATH, L. F. (1924): On the Blake collection of ammonites from Kachh, India. — Mem. geol. Surv. India, Palaeont. Indica, n. S., **9/1**: 29 S.; Calcutta.

ZEISS, A. (1955): Zur Stratigraphie des Callovien und Unter-Oxfordien bei Blumberg (Südbaden). — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **1**: 239—266, 3 Abb., 2 Taf.; Freiburg i. Br.

Anschrift des Verfassers:

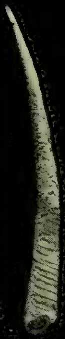
Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalpl. 3, D-7140 Ludwigsburg.

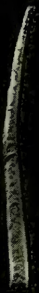
Tafel 1

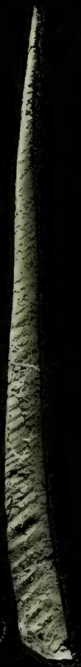
Fig. 1. *Paracuariceras giganteum* n. sp.,
Lateralansicht.
SMNS Nr. 26312. — x 1.
Fig. 2. *Paracuariceras giganteum* n. sp.,
Lateralansicht.
SMNS Nr. 26319. — x 1.
Fig. 3. *Paracuariceras giganteum* n. sp., Holotypus;
Lateralansicht.
SMNS Nr. 26309. — x 1.
Fig. 4. *Paracuariceras giganteum* n. sp.,
Lateralansicht.
SMNS Nr. 26314. — x 1.
Fig. 5. *Paracuariceras giganteum* n. sp.,
Lateralansicht.
SMNS Nr. 26315. — x 1.
Fig. 6. *Paracuariceras giganteum* n. sp.,
Lateralansicht.
SMNS Nr. 26311. — x 1.
Fig. 7. *Paracuariceras* sp.,
Lateralansicht.
SMNS Nr. 26308. — x 1.
Fig. 8. *Paracuariceras* sp.,
Dorsalansicht.
SMNS Nr. 26307. — x 1.
Fig. 9. *Paracuariceras acuforme* n. sp.,
Ventralansicht.
SMNS Nr. 26326. — x 1.
Fig. 10. *Paracuariceras acuforme* n. sp.,
Ventralansicht.
SMNS Nr. 26324. — x 1.
Fig. 11. *Paracuariceras acuforme* n. sp., Holotypus;
annähernd Ventralansicht.
SMNS Nr. 26321. — x 1.
Fig. 12. *Paracuariceras acuforme* n. sp.,
Dorsalansicht.
SMNS Nr. 26322. — x 1.
Fig. 13. *Paracuariceras acuforme* n. sp.,
annähernd Lateralansicht.
SMNS Nr. 26323. — x 1.
Fig. 14. *Paracuariceras acuforme* n. sp.,
Lateralansicht.
SMNS Nr. 26310. —x 1.

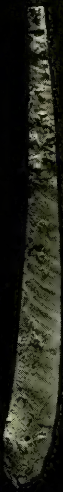
Fundschicht aller abgebildeten Exemplare: *macrocephalus*-Zone, Unter-Callovium, Macrocephalen-Oolith.

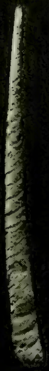
Fundort aller abgebildeten Exemplare: Neuer Bergrutsch im Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim, Zollernalb, Schwäbische Alb/Südwestdeutschland.

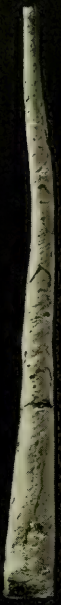

1

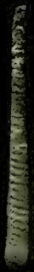

2

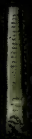

3

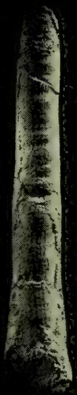

4

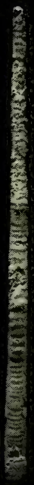

5

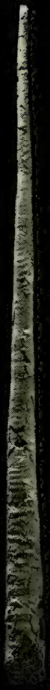

6

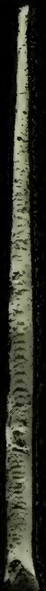

7

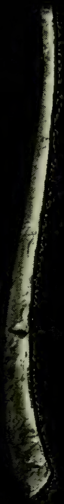

8

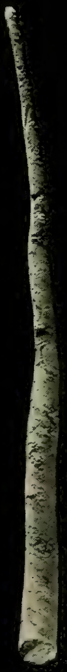

9


10


11


12


13


14

Tafel 2

Fig. 1. Längsschnitt durch die Gehäuseröhre von *Paracuariceras giganteum* n. sp., die mit Sediment verfüllte Wohnkammer und den kalzitischen Phragmokon zeigend. SMNS Nr. 26330. — x 1.

Fig. 2. Mundsaum von *Paracuariceras giganteum* n. sp. in Lateralansicht mit feinen Anwachsstreifen. SMNS Nr. 26317. — x 1.

Fig. 3. Lateralansicht der kugeligen Anfangswindung von *Paracuariceras* sp. SMNS Nr. 26313. — x 4.

Fig. 4. Ventralansicht des verdickten Embryonalbereichs von *Paracuariceras* sp. SMNS Nr. 26332. — x 1.

Fig. 5. Laterale Ansicht auf den Übergang vom unbeschalten Phragmokon zur noch Schale tragenden Wohnkammer bei *Paracuariceras giganteum* n. sp.. Im Bereich des Phragmokons ist deutlich die stark reduzierte Lobenlinie erkennbar. SMNS Nr. 26318. — x 2.

Fig. 6. Faziesstück mit 14 fragmentären Exemplaren von *Paracuariceras*. SMNS Nr. 26300. — x 1.

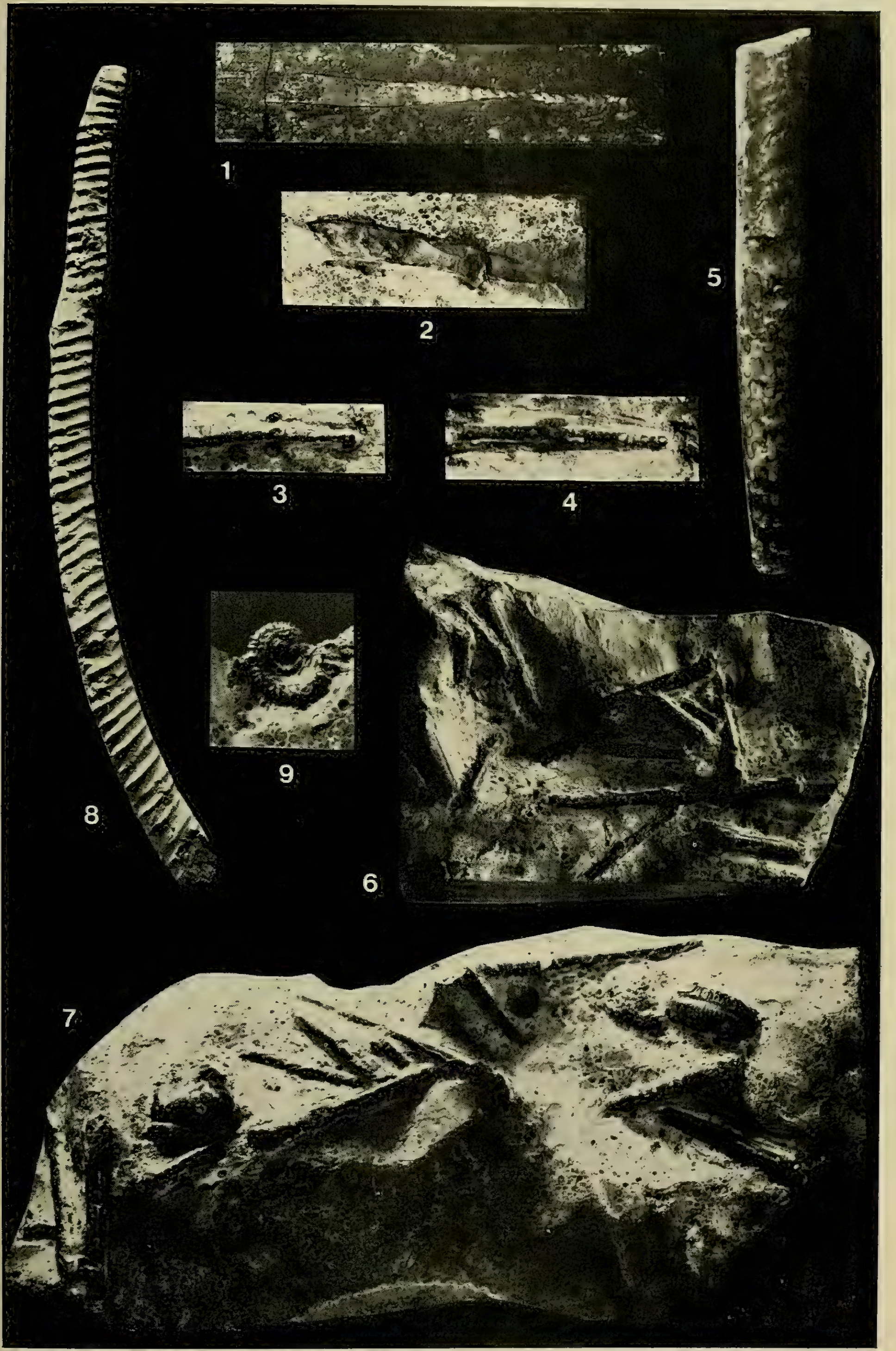
Fig. 7. Faziesstück mit 14 fragmentären Exemplaren von *Paracuariceras*. SMNS Nr. 26299. — x 1.

Fig. 8. *Parapatoceras tuberculatum*, Lateralansicht. SMNS Nr. 26301. — x 1.

Fig. 9. Uhrfederartig entrollte Anfangswindung von *Parapatoceras tuberculatum*. SMNS Nr. 26306. — x 2.

Fundschicht aller abgebildeten Exemplare: *macrocephalus*-Zone, Unter-Callovium, Macrocephalen-Oolith.

Fundort aller abgebildeten Exemplare: Neuer Bergrutsch im Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim, Zollernalb, Schwäbische Alb/Südwestdeutschland.


1
2
5
3
4
9
8
6
7

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. B | Nr. 77 | 10 S. | Stuttgart, 15. 10. 1981

Übersicht über Spinnen-Familien im Dominikanischen Bernstein und anderen tertiären Harzen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae)

Survey of the Spider-Families in Dominican Amber and Other Tertiary Resins (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Araneae)

SMITHSONIAN
MAY 14 1982
LIBRARIES

Von Wolfgang Schawaller[1]), Ludwigsburg

Mit 1 Tabelle

Summary

The first survey of the spider families (order Araneae) from the Dominican amber of the Amber Collection Stuttgart is given. At present, the collection includes 22 families, 21 of them beeing new records for the Dominican amber. A comparison with the published inclusions from the Mexican (Chiapas), Baltic and Roumanian ambers (table 1) shows the difference of the fauna in the four tertiary resins. Eight families are known exclusively from the Dominican amber.

Zusammenfassung

Die erste Übersicht über die Spinnen-Familien (Ordnung Araneae) aus Dominikanischem Bernstein der Stuttgarter Bernsteinsammlung wird vorgelegt. Die Sammlung enthält derzeit 22 Familien; 21 von diesen sind Neunachweise für den Dominikanischen Bernstein. Ein Vergleich mit den publizierten Inklusen des Mexikanischen (Chiapas), Baltischen und Rumänischen Bernsteins (Tabelle 1) zeigt den Faunen-Unterschied bei den vier tertiären Harzen. Acht Familien sind ausschließlich aus Dominikanischem Bernstein bekannt.

---

[1]) Bernstein-Arachnida Nr. 9. — Nr. 8: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 75: 1—14 (1981). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

1. Einleitung

Die echten Spinnen bilden mit etwa 30 000 Arten die größte Ordnung der Arachnida und sind bereits aus dem Paläozoikum belegt. Fossilien aus dieser Epoche und aus dem Mesozoikum sind jedoch nur ganz vereinzelt bekannt (Petrunkevitch 1913, 1949, 1953); dabei handelt es sich ausnahmslos um Sedimentfossilien, an denen nur wenige Merkmale der ursprünglich fein strukturierten Tiere erhalten sind. Ganz im Gegensatz dazu sind die Inklusen der verschiedenen, vor allem tertiären Bernsteine unverdrückt erhalten. Im Harz ist von den ideal konservierten fossilen Spinnen eine hohe Zahl von Merkmalen überliefert, die bei geeigneter Technik von allen Seiten dokumentiert werden können.

Die Stuttgarter Bernsteinsammlung, die Herr Dr. D. Schlee in den letzten Jahren mit großem Einsatz aufbaute (vgl. Schlee 1980), enthält über 180 Spinnen-Inklusen, die unter den Gesichtspunkten guter Erhaltung, auffallender Strukturen sowie untersuchbarer Lage der Körperteile ausgewählt wurden, oder als Nebeneinschlüsse bei anderen Arthropoden erhalten sind. In letzter Zeit konnte ich mich auch selbst an der Auswahl besonderer Familien beteiligen und die Bestimmung der gesamten Spinnen durchführen. Für seine Determinationshilfe sei Herrn H. Ono (Mainz) auch an dieser Stelle herzlich gedankt. In Tab. 1 sind diese Befunde den Inklusen anderer tertiärer Harze (Baltischer, Mexikanischer, Rumänischer Bernstein) gegenübergestellt.

Der Status der Familien wurde dabei eher im konservativen Sinne aufgefaßt (z. B. Symphytognathidae sensu lato), was keine Wertung der von neueren Autoren aufgestellten Familien darstellen soll, sondern ausschließlich aus praktischen Gründen erfolgte und für den beabsichtigten Zweck ausreichend erschien.

Mit der Familien-Bestimmung der Ordnung Araneae im Dominikanischen Bernstein ist eine Basis geschaffen für die weitere Auswertung der Spinnen. Alle 22 Familien bis auf eine Ausnahme (Thomisidae, auch aus dieser Sammlung: Ono 1981) sind Erstnachweise in diesem fossilen Harz, so daß eine nähere Analyse dieses großen Materials sehr wünschenswert wäre. Solche Arbeiten sind bei anderen Arachniden-Ordnungen — Skorpione, Geißelspinnen, Pseudoskorpione — bereits begonnen worden (zuletzt Schawaller 1981).

Eine genauere Auswertung der Spinnen ist wegen der technischen Aufarbeitung dieser oft sehr kleinen Fossilien und wegen der erforderlichen Dokumentation zahlreicher konservierter Merkmale in Planlage recht zeitaufwendig. Jedoch nur dann sind sinnvolle Rückschlüsse auf Systematik, Phylogenie, Ökologie, Verbreitungsgeschichte usw. möglich.

2. Spinnen-Familien im Dominikanischen Bernstein

Der Familienliste liegt ausschließlich Material der Stuttgarter Bernsteinsammlung zu Grunde. Material anderer Sammlungen ist nicht publiziert. Zur Familien-Bestimmung mußte ein Teil der Bernsteine wiederholt in Kunststoff eingebettet werden, damit ein Heranschleifen von verschiedenen Seiten zur Untersuchung der Merkmale möglich war. Die Sammlung beinhaltet zur Zeit der Drucklegung 22 Familien, die im System folgendermaßen verteilt sind (Anordnung der Familien in alphabetischer Reihenfolge):

Mesothelae

Bislang kein Nachweis.

Orthognatha

Dipluridae, Pycnothelidae.

Labidognatha

Agelenidae, Amaurobiidae, Araneidae, Clubionidae, Ctenidae, Gnaphosidae, Hersiliidae, Linyphiidae, Oecobiidae, Oxyopidae, Palpimanidae, Philodromidae, Pholcidae, Salticidae, Scytodidae, Symphytognathidae sensu lato, Tetragnathidae, Theridiidae, Thomisidae, Uloboridae.

Sammlungsnummern

Orthognatha

Dipluridae: Do-1359-K, Do-2247-K.
Pycnothelidae: Do-3268-M.

Labidognatha

Agelenidae: Do-177-K, Do-1927-K.
Amaurobiidae: Do-1344-K.
Araneidae: Do-66-K, Do-789-K, Do-1234-K, Do-1266-K, Do-1415-K, Do-1987-K, Do-2209-K, Do-2348-K, Do-2439-K, Do-2480-K, Do-2567-B, Do-2796-D, Do-3114-D, Do-3115-D.
Clubionidae: Do-888-K, Do-942-K, Do-1345-K, Do-1516-K, Do-1551-K, Do-2109-K, Do-2250-K, Do-2399-K, Do-2460-K, Do-2723-D, Do-3157-D, Do-3226-M.
Ctenidae: Do-2675-B, Do-2998-E.
Gnaphosidae: Do-1549-K, Do-3298-M.
Hersiliidae: Do-3307-M.
Linyphiidae: Do-2504-B, Do-2722-D.
Oecobiidae: Do-3361-M.
Oxyopidae: Do-3300-M.
Palpimanidae: Do-553-K.
Philodromidae: Do-1550-K.
Pholcidae: Do-448-K, Do-968-K, Do-2032-B, Do-2249-K, Do-3366-M.
Salticidae: Do-32-K, Do-349-K, Do-365-K, Do-576-K, Do-696-K, Do-754-K, Do-830-K, Do-844-K, Do-873-K, Do-922-K, Do-1078-K, Do-1293-K, Do-1351-K, Do-1357-K, Do-1571-K, Do-1575-K, Do-1604-K, Do-1619-K, Do-1668-K, Do-1682-K, Do-1901-K, Do-1905-K, Do-2003-K, Do-2060-K, Do-2082-K, Do-2118-K, Do-2119-K, Do-2140-K, Do-2160-K, Do-2169-K, Do-2175-K, Do-2203-K, Do-2370-K, Do-2405-K, Do-2414-K, Do-2566-B, Do-2578-B, Do-2582-B, Do-2645-B, Do-2708-D, Do-2833-B, Do-2836-D (2 spec.), Do-2851-D, Do-2965-B, Do-2969-B, Do-2996-E, Do-3069-E, Do-3091-E, Do-3292-M, Do-3295-M, Do-3296-M, Do-3362-M, Do-3365-M.
Scytodidae: Do-1140-K.
Symphytognathidae (sensu lato): Do-381-K, Do-759-K, Do-2032-B, Do-2373-K, Do-3220-B, Do-3242-M, Do-3261-M, Do-3364-M.
Tetragnathidae: Do-779-K, Do-826-K, Do-1512-K, Do-2191-K, Do-2416-K.
Theridiidae: Do-18-K, Do-176-K, Do-246-K, Do-475-K, Do-734-K, Do-790-K, Do-874-K, Do-1057-K, Do-1505-K, Do-1546-K, Do-1573-K, Do-1617-K, Do-2112-K, Do-2373-K, Do-2472-K, Do-2567-B, Do-2793-D, Do-2814-B, Do-2818-D, Do-3034-E, Do-3097-E, Do-3242-M, Do-3289-M, Do-3358-M, Do-3363-M.

Thomisidae: Do-2528-B, Do-2996-E.

Uloboridae: Do-3342-M.

Unbestimmte Familie: Do-268-K, Do-365-K, Do-370-K, Do-413-K, Do-460-K, Do-497-K, Do-610-K, Do-656-K, Do-758-K (2 juv. Expl.), Do-777-K, Do-866-K, Do-872-K, Do-913-K, Do-1150-K, Do-1299-K, Do-1309-K, Do-1344-K, Do-1348-K, Do-1451-K, Do-1539-K, Do-1565-K, Do-1583-K, Do-2110-K, Do-2116-K, Do-2158-K, Do-2183-K, Do-2240-K, Do-2242-K, Do-2316-K, Do-2414-K, Do-3026-E (3 spec.), Do-3063-E, Do-3064-E, Do-3204-W, Do-3246-M, Do-3288-M, Do-3291-M (4 juv. Expl.), Do-3293-M (2 spec.), Do-3297-M, Do-3318-M, Do-3335-M, Do-3359-M, Do-3360-M.

Bei Mehrfach-Nennungen sind verschiedene Exemplare in einem einzigen Bernstein-Stück enthalten. Diese Inklusen sind:

Do-365-K : Salticidae + unbestimmte Familie.
Do-758-K : 2 unbestimmte Familien
Do-1344-K : Amaurobiidae + unbestimmte Familie.
Do-2032-B : Pholcidae + Symphytognathidae.
Do-2373-K : Symphytognathidae + Theridiidae.
Do-2414-K : Salticidae + unbestimmte Familie.
Do-2567-B : Araneidae + Theridiidae.
Do-2836-D : 2 Salticidae.
Do-2996-E : Salticidae + Thomisidae.
Do-3026-E : 3 unbestimmte Familien.
Do-3242-M : Symphytognathidae + Theridiidae.
Do-3291-M : 4 Jungtiere einer Art unbestimmter Familie.
Do-3293-M : 2 unbestimmte Familien.

Die Liste der Sammlungsnummern zeigt ein deutliches Überwiegen der Salticidae und Theridiidae, die insgesamt das Gros der untersuchten Einschlüsse stellen. Alle anderen Familien folgen mit erheblichem Abstand. Diese Aussage über die relative Häufigkeit der Spinnenfamilien in Prozentwerte zu fassen, möchte ich vermeiden, denn das behandelte Material stellt lediglich eine Auswahl dar und spiegelt nicht das wirkliche Zahlenverhältnis der Familien in diesem Harz wider. Aus Kostengründen konnten nämlich viele gut erhaltene Spinnen-Fossilien nicht gekauft werden, die Konzentration auf die strukturreicheren ♂♂ läßt die ♀♀ unterrepräsentiert, und auch Jungtiere wurden nur selten in die Sammlung aufgenommen (meist als Nebeneinschlüsse). Bei manchen Sammlungsstücken bereitete die Familienbestimmung Schwierigkeiten. Manche Merkmale sind von Körperanhängen des Tieres selbst oder von anderen wichtigen Inklusen verdeckt und ein Wegschleifen kommt deshalb nicht in Frage. Auch Jungtiere sind nur erfaßt, soweit sie eine Bestimmung zuließen, was zwar z. B. bei Salticidae, Dipluridae und Hersiliidae möglich ist, bei vielen anderen aber nicht. Bei der laufenden Ergänzung der Sammlung ergeben sich sicher Änderungen der Häufigkeits-Relationen.

Tab. 1. Die rezenten und tertiären Familien der Araneae (Webespinnen) und ihre Nachweise im Dominikanischen, Mexikanischen, Baltischen und Rumänischen Bernstein (Status der Familien nach mehreren Autoren kombiniert; in alphabetischer Reihenfolge.

	Dominikanischer Bernstein	Mexikanischer Bernstein	Baltischer Bernstein	Rumänischer Bernstein
Mesothelae (1 Familie)				
Liphistiidae	—	—	—	—
Orthognatha (11 Familien)				
Actinopodidae	—	—	—	—
Antrodiaetidae	—	—	—	—
Atypidae	—	—	—	—
Barychelidae	—	—	—	—
Ctenizidae	—	—	—	—
Dipluridae (incl. Mecicobothriidae)	●	—	●	—
Heptathelidae	—	—	—	—
Migidae	—	—	—	—
Paratropidae	—	—	—	—
Pycnothelidae	●	—	—	—
Theraphosidae (Avicularidae)	—	—	—	—
Labidognatha (66 Familien)				
Acanthoctenidae	—	—	—	—
Adjutoridae (nur fossil)	—	—	●	—
Agelenidae (incl. Argyronetidae)	●	—	●	—
Amaurobiidae	●	—	●	—
Ammoxenidae	—	—	—	—
Anyphaenidae	—	—	●	—
Araneidae (Argiopidae)	●	●	●	—
Archaeidae	—	—	●	—
Arthrodictynidae (nur fossil)	—	—	●	—
Caponiidae	—	—	—	—
Clubionidae	●	●	●	—
Ctenidae	●	—	—	—
Dictynidae	—	—	●	—

Tabelle 1 (Fortsetzung)

	Dominikanischer Bernstein	Mexikanischer Bernstein	Baltischer Bernstein	Rumänischer Bernstein
Diguetidae	—	—	—	—
Dinopidae	—	—	—	—
Dysderidae (incl. Segestriidae)	—	●	●	—
Ephalmatoridae (nur fossil)	—	—	●	—
Eresidae	—	—	●	—
Filistatidae	—	—	—	—
Gnaphosidae (Drassidae)	●	—	●	—
Hahniidae	—	—	—	—
Hersiliidae	●	●	●	—
Heteropodidae	—	—	—	—
Homalonychidae	—	—	—	—
Hypochilidae	—	—	—	—
Inceptoridae (nur fossil)	—	—	●	—
Insecutoridae (nur fossil)	—	—	●	—
Leptonetidae	—	—	—	—
Linyphiidae	●	●	●	—
Loxoscelidae	—	—	—	—
Lycosidae	—	—	—	—
Lyssomanidae	—	—	—	—
Mecysmauchenidae	—	—	—	—
Micryphantidae (Erigonidae)	—	—	●	—
Mimetidae	—	—	●	—
Nesticidae	—	—	—	—
Ochyroceratidae	—	—	—	—
Oecobiidae	●	—	—	—
Oonopidae	—	●	●	—
Oxyopidae	●	●	—	—
Palpimanidae	●	—	—	—
Philodromidae	●	—	●	—
Pholcidae	●	—	●	—
Pisauridae	—	●	●	—

Tabelle 1 (Fortsetzung)

	Dominikanischer Bernstein	Mexikanischer Bernstein	Baltischer Bernstein	Rumänischer Bernstein
Platoridae	—	—	—	—
Plectreuridae	—	—	—	—
Prodidomidae	—	—	—	—
Psechridae	—	—	●	—
Salticidae	●	●	●	—
Scytodidae	●	—	—	—
Selenopidae	—	—	—	—
Senoculidae	—	—	—	—
Sicariidae	—	—	—	—
Sparassidae	—	●	●	—
Spatiatoridae (nur fossil)	—	—	●	—
Symphytognathidae (sensu lato)	●	—	—	—
Telemidae	—	—	—	—
Tengellidae	—	—	—	—
Tetragnathidae	●	—	—	—
Theridiidae	●	●	●	●
Theridiosomatidae	—	—	●	—
Thomisidae	●	—	●	●
Uloboridae	●	—	—	—
Urocteidae	—	—	●	—
Zodariidae	—	—	●	—
Zoropsidae	—	—	●	—

3. Spinnen-Familien im Mexikanischen Bernstein

Über die Spinnenfauna des Mexikanischen Bernsteins liegen zwei Arbeiten von PETRUNKEVITCH (1963, 1971) vor. Danach sind aus diesem Bernstein 11 Familien bekannt (Familien-Anordnung alphabetisch):

Mesothelae

Bislang kein Nachweis.

Orthognatha

Bislang kein Nachweis.

Labidognatha

Araneidae, Clubionidae, Dysderidae, Hersiliidae, Linyphiidae, Oonopidae, Oxyopidae, Pisauridae, Salticidae, Sparassidae, Theridiidae.

Nach Roth (1965) gehört die von Petrunkevitch (1963) zu den Pisauridae (Gattung *Propago*) gestellte Inkluse eher zur Familie Zodariidae. Sollte sich diese Annahme bestätigen, wäre Pisauridae für den Mexikanischen Bernstein zu streichen und dafür die Familie Zodariidae einzusetzen.

4. Spinnen-Familien im Baltischen Bernstein

Über die Spinnen dieses bekanntesten Bernsteines ist bereits viel gearbeitet worden (Zusammenfassendes bei Petrunkevitch 1942, 1950, 1955, 1958). Es muß jedoch noch untersucht werden, ob die im typologischen Sinne neu gegründeten Taxa zu Recht bestehen bzw. an anderer Stelle einzuordnen sind; dies gilt besonders für die von Petrunkevitch aufgestellten, ausschließlich tertiären Familien (unten markiert mit †). Insgesamt sind aus dem fossilen Harz des Baltikums 34 bzw. 35 Familien nachgewiesen (Familien-Anordnung alphabetisch):

Mesothelae

Bislang kein Nachweis.

Orthognatha

Dipluridae.

Labidognatha

Adjutoridae (†), Agelenidae, Amaurobiidae, Anyphaenidae, Araneidae, Archaeidae, Arthrodictynidae (†), Clubionidae, Dictynidae, Dysderidae, Ephalmatoridae (†), Eresidae, Gnaphosidae, Hersiliidae, Inceptoridae (†), Insecutoridae (†), Linyphiidae, Micryphantidae, Mimetidae, Oonopidae, Philodromidae, Pholcidae, Pisauridae, Psechridae, Salticidae, Sparassidae, Spatiatoridae (†), Theridiidae, Theridiosomatidae, Thomisidae, Urocteidae, Zodariidae, Zoropsidae.

Wunderlich (1979) nimmt die Gattung *Acrometa* Petrunkevitch 1942 aus der Familie Araneidae heraus und stellt sie zu den Tetragnathidae. Bei berechtigter Umstellung wäre dies dann die 35. Familie im Baltischen Bernstein. Die vorgenommene Umstellung erscheint jedoch nicht hinreichend gesichert, da die phylogenetische Bedeutung der behandelten Merkmale noch unbekannt ist.

5. Spinnen-Familien im Rumänischen Bernstein

Im Rumänischen Bernstein — ebenfalls aus dem Tertiär — wurden zwei Spinnen-Familien nachgewiesen (Protescu 1937), die im System folgendermaßen verteilt sind:

Mesothelae

Bislang kein Nachweis.

Orthognatha

Bislang kein Nachweis.

Labidognatha

Theridiidae, Thomisidae.

6. Faunen-Unterschiede in den verschiedenen Bernsteinen

Aus vier tertiären Bernsteinen (Baltischer, Rumänischer, Mexikanischer und Dominikanischer Bernstein) sind bislang Spinnen-Inklusen bekannt, wobei sich im Faunengehalt erhebliche Unterschiede zeigen (Tab. 1). Dies weist — abgesehen vom unterschiedlichen Wissensstand — auf deutliche Diversität der tertiären Lebensräume hin. Besonders augenfällig ist der Unterschied zwischen Harzen der Alten Welt einerseits und denjenigen der Neuen Welt andererseits.

Nur eine Familie (Theridiidae) ist in allen vier Bernsteinen nachgewiesen; sie ist eine der größten Spinnenfamilien überhaupt und weltweit verbreitet, so daß ihr Auftreten in allen Bernsteinen zu erwarten war. Fünf Familien (Araneidae, Clubionidae, Hersiliidae, Linyphiidae und Salticidae) sind zusammen in Baltischem, Mexikanischem und Dominikanischem Bernstein enthalten; auch diese Familien sind artenreich und weit verbreitet.

Die Gemeinschaft von Dominikanischem und Mexikanischem Bernstein ist nicht so groß, wie man zunächst wegen der geographischen Nähe der beiden Fundgebiete vermuten würde: Nur 7 Familien sind an beiden Lokalitäten nachgewiesen, aber 15 zusätzliche Familien im Dominikanischen Bernstein und 4 andere im Mexikanischen Bernstein (vgl. Tab. 1). Man muß dabei allerdings bedenken, daß vom Mexikanischen Bernstein nur ein Bruchteil der Materialmenge nach Spinnen-Inklusen durchsucht werden konnte. Die Wahrscheinlichkeit, daß seltenere Tiere gefunden werden, ist natürlich von der Ausgangsmenge des Materials abhängig; diese Menge ist beim Dominikanischen Bernstein ungleich größer. Die Zahl der Familien, die bislang nur aus einem einzigen Bernstein bekannt sind, beträgt beim Baltischen Bernstein 17 (darunter 6 fossile Familien mit unsicherem Status), beim Dominikanischen Bernstein 8 und beim Mexikanischen und Rumänischen Bernstein 0.

7. Literatur

ONO, H. (1981): Erstnachweis einer Krabbenspinne (Thomisidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 73, 13 S.; Stuttgart.

PETRUNKEVITCH, A. (1913): A monograph of the terrestrial paleozoic Arachnida of North America. — Trans. Connect. Acad. Arts Sci., **18**: 1—137; New Haven.

— (1942): A study of amber spiders. — Trans. Connect. Acad. Arts Sci., **34**: 119—464, pl. 1—69; New Haven.

— (1949): A study of Palaeozoic Arachnida. — Trans. Connect. Acad. Arts Sci., **37**: 60—315; New Haven.

— (1950): Baltic Amber spiders in the Museum of Comparative Zoology. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, **103**: 259—337, pl. 1—27; Cambridge/Mass.

— (1953): Paleozoic and Mesozoic Arachnida of Europe. — Mem. geol. Soc. Amer., **53**: 1—128, pl. 1—58; Cleveland.

— (1955): Arachnida. — *In:* MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, (P) Arthropoda **2**: 42—162; Lawrence/Kansas.

— (1958): Amber spiders in European collections. — Trans. Connect. Acad. Arts Sci., **41**: 97—400; New Haven.

— (1963): Chiapas amber spiders. — Univ. Calif. Publ. Ent., **31**: 1—40; Berkeley.

— (1971): Chiapas amber spiders II. — Univ. Calif. Publ. Ent., **63**: 1—44; Berkeley.

Protescu, O. (1937): Étude géologique et paléobiologique de l'ambre roumain. Les inclusions organiques de l'ambre de Buzău. Première partie. — Buletinul Soc. Române Geol., **3**: 65—110; Bucaresti.

Roth, V. D. (1965): Genera erroneously placed in the spider families Agelenidae and Pisauridae (Araneida: Arachnida). — Ann. ent. Soc. Amer., **58**: 289—292; Gainesville.

Schawaller, W. (1981): Cheiridiidae in Dominikanischem Bernstein, mit Anmerkungen zur morphologischen Variabilität (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **75**, 14 S.; Stuttgart.

Schlee, D. (1980): Bernstein-Raritäten. Farben, Strukturen, Fossilien, Handwerk. — 88 S., 145 Farbfotos; Stuttgart (Staatl. Museum für Naturkunde in Stuttgart).

Wunderlich, J. (1979): Taxonomie und Synonyme von *Acrometa* Petrunkevitch 1942 (Arachnida: Araneae: Tetragnathidae). — Senckenbergiana biol., **59**: 411—416; Frankfurt.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. Schawaller, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 78	59 S.	Stuttgart, 31. 12. 1981

Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des marinen Hettangiums (Unterer Lias) in Oberfranken (N-Bayern)

On the stratigraphy and ammonite fauna of the marine Hettangian (Lower Lias) in Upper Franconia (Northern Bavaria)

Von Gert Bloos, Ludwigsburg

Mit 3 Tafeln und 16 Abbildungen

Zusammenfassung

Das marine Hettangium in Oberfranken besteht aus Tonstein mit einigen Horizonten feinkörnigen, über größere Flächen durchziehenden Sandsteins.

Biostratigraphisch sind erkennbar: die *planorbis-*, die *johnstoni-*, die *hagenowi-* und die *complanata-*Subzone. Beschrieben wird u. a. *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp.

Erstmals wird die Lage der Grenze Psiloceraten-/Schlotheimien-Schichten in Oberfranken durch Ammoniten auf unter 0,5 m genau bestimmt; sie liegt wesentlich höher als bisher angenommen. Für eine stärkere Diachronie der grobkörnigen Sohlbank ergaben sich keine Anhaltspunkte.

Summary

The marine Hettangian of Upper Franconia (Northern Bavaria) consists mainly of shales. Some horizons of fine-grained shelf sands are intercalated by which a lithological subdivision of the sequence is possible.

The ammonites are described, among them *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp.

There could be distinguished four biostratigraphic horizons: The *planorbis, johnstoni* (= *torus* sensu W. Lange, 1941), *hagenowi,* and *complanata* Subzones. By ammonites the boundary region *Psiloceras/Schlotheimia* beds (base of the Angulata Zone) could be restricted to a range of 50 cm. There is a considerable gap between the *hagenowi* and the overlying *complanata* Subzones and probably also at the boundary Hettangian/Sinemurian.

The base of the marine Hettangian shows no stronger diachrony towards the ancient coast in the east.

Inhalt

1. Einleitung 2
  1.1. Zur Forschungsgeschichte 3
  1.2. Arbeitsgebiet 4
  1.3. Aufschlußverhältnisse 4
  1.4. Mächtigkeitsentwicklung 6

SMITHSONIAN
MAY 10 1983
LIBRARIES

2. Schichtfolge in der marinen Fazies 6
  2.1. Sohlbank des marinen Lias 6
  2.2 Tonstein mit Strullendorfer Horizont 7
  2.3. Ebersdorfer Horizont 12
  2.4. Kipfendorfer Horizont 12
  2.5. Sassendorfer Horizont 13
  2.6. „Oberer Horizont“ 14
  2.7. Grobsandrinnen 14
3. Biostratigraphie 15
  3.1. Schichten unterhalb der Sohlbank 16
  3.2. Sohlbank 18
  3.3. Schichten zwischen Sohlbank und Ebersdorfer Horizont 20
  3.4. Ebersdorfer und Kipfendorfer Horizont 22
  3.5. Sassendorfer Horizont 34
    3.5.1. Unterer Sassendorfer Horizont 35
    3.5.2. Oberbrunner Bank 38
    3.5.3. Oberer Sassendorfer Horizont 38
  3.6. Schichten über dem Sassendorfer Horizont 42
  3.7. Lokalität und Horizont unbestimmt 42
4. Vergleich mit Nachbargebieten 44
5. Literatur 45
Anhang: Verzeichnis der Lokalitäten 50
Tafeln 54

1. Einleitung

Die Stratigraphie, speziell die Biostratigraphie des marinen Hettangiums in Oberfranken ist bis heute nur unvollkommen bekannt. Dies hängt zweifellos mit der relativen Armut an Ammoniten in diesen Schichten zusammen. Eine genauere Kenntnis der Stratigraphie der marinen Fazies ist aber eine wesentliche Voraussetzung für die Klärung von Fragen, die die Trias/Jura-Grenze sowie das Verhältnis zwischen mariner und terrestrischer Fazies in dem Gebiet betreffen. Aus Raumgründen werden diese letztgenannten Fragen hier ausgeklammert und an anderer Stelle behandelt. Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich auf die Beschreibung der marinen Schichtfolge und ihrer Ammonitenfauna.

Dank

Aus folgenden Sammlungen konnten Ammoniten des Hettangiums in Oberfranken und anderen Gebieten zum Vergleich untersucht werden: Naturkunde-Museum Bamberg (Prof. Dr. A. Kolb); Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität, Berlin (Dr. J. Helms); Institut für Geologie der Ruhr-Universität, Bochum (N. Köstering und B. Krege); Naturwissenschaftliches Museum der Coburger Landesstiftung, Coburg (Dr. G. Aumann); Institut für Paläontologie der Universität Erlangen (Prof. Dr. A. Zeiss); Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Göttingen (Dr. S. Ritzkowski); Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Hannover (Dr. U. Staesche); British Museum (Natural History), London (Dr. M. K. Howarth); Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München (Dr. G. Schairer); Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen (Prof. Dr. J. Wendt). Den genannten Institutionen und Personen sei hier verbindlicher Dank gesagt.

Dr. med. F. Martin, Kronach, gilt besonderer Dank für einen stratigraphisch wichtigen Fund, der jetzt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart aufbewahrt wird.

Für Auskünfte, Diskussionen und andere Hilfe seien in den Dank eingeschlossen: Prof. Dr. K. D. Adam, Ludwigsburg, Dipl.-Geol. D. Kamphausen, Ludwigsburg, Dr. G. Dietl, Ludwigsburg, Prof. Dr. B. v. Freyberg, Erlangen, Prof. Dr. O. Kuhn, München, Dr. F. Leitz mit Familie, Redwitz, Dr. R. K. F. Meyer, München, Dr. F. Schaarschmidt, Frankfurt a. M.,

Prof. Dr. W. Schirmer, Düsseldorf, Dr. S. Schüffler, Erlangen, Prof. Dr. B. Schröder, Bochum, Dr. M. Urlichs, Ludwigsburg, sowie Familie A. und E. Walther, Forchheim.

Die Photoarbeiten wurden in sorgfältiger Weise von Herrn H. Lumpe, Ludwigsburg, ausgeführt; auch ihm gilt besonderer Dank.

1.1. Zur Forschungsgeschichte

Erste Profilbeschreibungen aus dem marinen Hettangium Oberfrankens finden sich — soweit feststellbar — bei BERGER (1832: Thierach und Großheirath). Weitere Beschreibungen publizierten THEODORI (1848), SCHAUROTH (1853), CREDNER (1860) und SCHRÜFER (1861).

Die erste genauere regionale stratigraphische Bearbeitung erfuhren die Schichten durch GÜMBEL (1864); von diesem Autor wurden 1891 weitere Profilbeobachtungen mitgeteilt. GÜMBEL gelangte zu einer noch ziemlich vagen lithologischen Gliederung in Oberfranken: basal eine grobkörnige Sandsteinbank, die er teils als — rhätische — „Bonebed-Schicht“, teils (bei Coburg und Lichtenfels) als „Planorbis-Schicht“ betrachtete, darüber Tone mit „Asterias-Platten“, deren Einstufung unsicher bleibt (1891: 66), und schließlich die „eigentlichen Angulatenschichten“ mit dem „Angulaten-Sandstein“. Die Gliederung GÜMBELS hat sich, zumindest im Coburger Gebiet, bis heute nicht wesentlich verändert. Viele Profile GÜMBELS weichen von diesem Schema ab oder sind ungegliedert, ein Zeichen, wie wenig sicher sich GÜMBEL war.

Aus der Zeit GÜMBELS und auch noch lange nach ihm gibt es sonst nur wenige Aufnahmen (LORETZ 1894 und 1895b, d; FISCHER 1907), die zudem räumlich begrenzt sind. Gleichwohl brachten sie wichtige Ergänzungen zur Kenntnis des Coburger Gebiets.

RÜGER (1924) nahm im Rahmen einer überregionalen Studie, die sich überwiegend auf Literaturdaten stützte, einige Profile erneut auf; ein deutlicheres und einheitlicheres Bild ergab sich daraus aber nicht.

Eingehender befaßte sich FRANK (1930) mit dem Gebiet. Er kam im wesentlichen zu einer ähnlichen lithologischen Gliederung wie GÜMBEL. Die grobkörnige basale Cardinienbank wird bei ihm als durchgehender Horizont deutlicher als bei GÜMBEL, obwohl es auch bei ihm noch Ausnahmen gibt. Er nahm aufgrund fragwürdiger Vergleiche mit Württemberg Umstufungen vor, von denen sich keine einzige halten läßt. So betrachtete er die grobkörnige basale Cardinienbank als Äquivalent der „Oolithenbank“, die in Württemberg die Basis der Schlotheimienschichten bildet. Seine wenig sorgfältige Behandlung der Ammonitenfauna wie auch seine — übrigens schon von GOTHAN (1914) geäußerte — Vorstellung einer langsamen Transgression während des ganzen Hettangiums haben lange auf die Forschung in Oberfranken nachgewirkt. Schon 1931 (S. 365, Fußnote 15), ausführlicher 1939 konnte W. LANGE die Einstufung der tiefsten Schichten in die Angulaten-Stufe durch FRANK widerlegen.

Aufgrund der Ergebnisse LANGES wie auch aufgrund eigener Aufnahmen und horizontierter Aufsammlungen hat sich L. KRUMBECK besonders konsequent dem Einfluß FRANKS entzogen; so lehnte er als einziger eine nennenswerte Heterochronie der Basis des marinen Lias ab. Leider hat KRUMBECK seine Ergebnisse im Hettangium nie eingehender dargestellt. Es finden sich lediglich einige Bemerkungen verstreut in der Literatur, vor allem in seiner Rhät-Arbeit 1939. Diese Angaben (siehe weiter unten) sowie eine nachgelassene Profilserie von ihm im Archiv des Instituts für Geologie und Mineralogie der Universität Erlangen zeigen aber, daß seine Gliederung den wirklichen Verhältnissen am nächsten kommt.

In den dreißiger Jahren brachten außerdem einige kleinere, räumlich begrenzte Untersuchungen weitere Einzelergebnisse (DITTMAR 1932; FUGMANN 1933; ABEND 1937; K. MÜLLER 1937).

Zwischen 1933 und 1956 hat O. KUHN in lockerer Folge Profile und Beobachtungen vor allem in der Bamberger Gegend veröffentlicht. Anhand von Ammonitenfunden, die er selber oder andere gemacht haben, versuchte er, die Vorstellung einer Diachronie der Basis des marinen Lias zu stützen. Leider sind viele der Funde verloren gegangen, was umso bedauerlicher ist, als auch meist keine genauere Dokumentation vorliegt. Die Ergebnisse O. KUHNS wurden ohne kritische Prüfung in vielen Arbeiten übernommen; gleichwohl erwiesen sie sich jetzt z. T. als revisionsbedürftig.

In den sechziger Jahren wurden von Erlangen aus zahlreiche Meßtischblätter im Bereich des marinen Hettangiums kartiert, was neue Beobachtungen erbrachte: HAHN 1964, 1974; D. HOFFMANN 1967, 1970; SCHIRMER 1966, 1967; JANETZKO 1966; ROLOFF 1966; JANETZKO & ROLOFF 1970; KOSCHEL 1970; LANG 1970; HAARLÄNDER 1963, 1966. Einen grundsätzlichen Fortschritt für die Stratigraphie brachten diese Aufnahmen aber nicht. So stellten z. B. JANETZKO & ROLOFF 1970 auf Blatt Ebensfeld fest (S. 20): „Eine Untergliederung der Schichten zwischen Sohlbank und Arietensandstein ist in unserem Gebiet bisher nicht möglich."

Nicht erfolgreicher in dieser Hinsicht waren die stratigraphischen Versuche im marinen Hettangium von KESSLER (1973) und GÜRTNER (1975).

Der Hauptgrund für den geringen Fortschritt trotz des Aufwands über lange Zeit ist wohl darin zu sehen, daß jeweils zu beschränkte Ausschnitte des Gesamtzusammenhangs betrachtet wurden. Dies hängt z. T. damit zusammen, daß der Frage der Stratigraphie in neuerer Zeit nicht speziell nachgegangen wurde, sondern daß sie i. a. in anderem Zusammenhang, etwa einer Kartierung, mit abgehandelt wurde.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, durch z. T. minutiöse Kompilation der in der Literatur verstreuten Daten zu einem Gesamtbild zu kommen. Diese für spätere Bearbeiter sicher hilfreichen Zusammenstellungen haben aber keine neuen Erkenntnisse gebracht. Es kam deshalb darauf an, durch Arbeit im Gelände und an Sammlungsmaterial einen sicheren Rahmen zu gewinnen, in den sich dann die kritisch gesichteten Literaturdaten einhängen ließen.

Daten zur Erforschungsgeschichte der Ammoniten im Hettangium Oberfrankens finden sich im entsprechenden Kapitel (3). Eine sehr übersichtliche Darstellung hierzu hat HAHN (1964: 35—44) gegeben.

1.2. Arbeitsgebiet

Vorliegende Arbeit bleibt auf den Ausstrichsbereich des marinen Hettangiums in Oberfranken und im angrenzenden Unterfranken beschränkt. Bereiche mit überwiegend litoraler oder terrestrischer Fazies werden hier ausgeklammert. Dementsprechend verläuft die östliche Grenze des Arbeitsgebiets etwa von der Schnaider Höhe nach Lichtenfels (s. Abb. 1). Die westliche Grenze liegt ungefähr in Höhe des Baunachtals; die aufschlußarmen Lias-Inseln westlich davon wurden nicht untersucht.

1.3. Aufschlußverhältnisse

Ein Studium der Schichtfolge ist fast nur in künstlichen Aufschlüssen möglich; natürliche Aufschlüsse sind sehr selten. Zur Verfügung standen in erster Linie Aufschlüsse an Lokalitäten, die z. T. schon lange in der Literatur bekannt sind. Ganz im Gegensatz zu anderen Gebieten, etwa Württemberg, sind viele alte Steinbrüche nicht aufgefüllt worden. Sie sind lediglich verfallen und verwachsen, und in einer ganzen Anzahl von ihnen fanden sich Stellen, an denen das Profil wieder aufgeschürft werden konnte.

Hervorragende, frische Profile bieten die ausgedehnten Tongruben von Ebersdorf und Großheirath bei Coburg; auch das Profil Sassendorf war zur Erweiterung

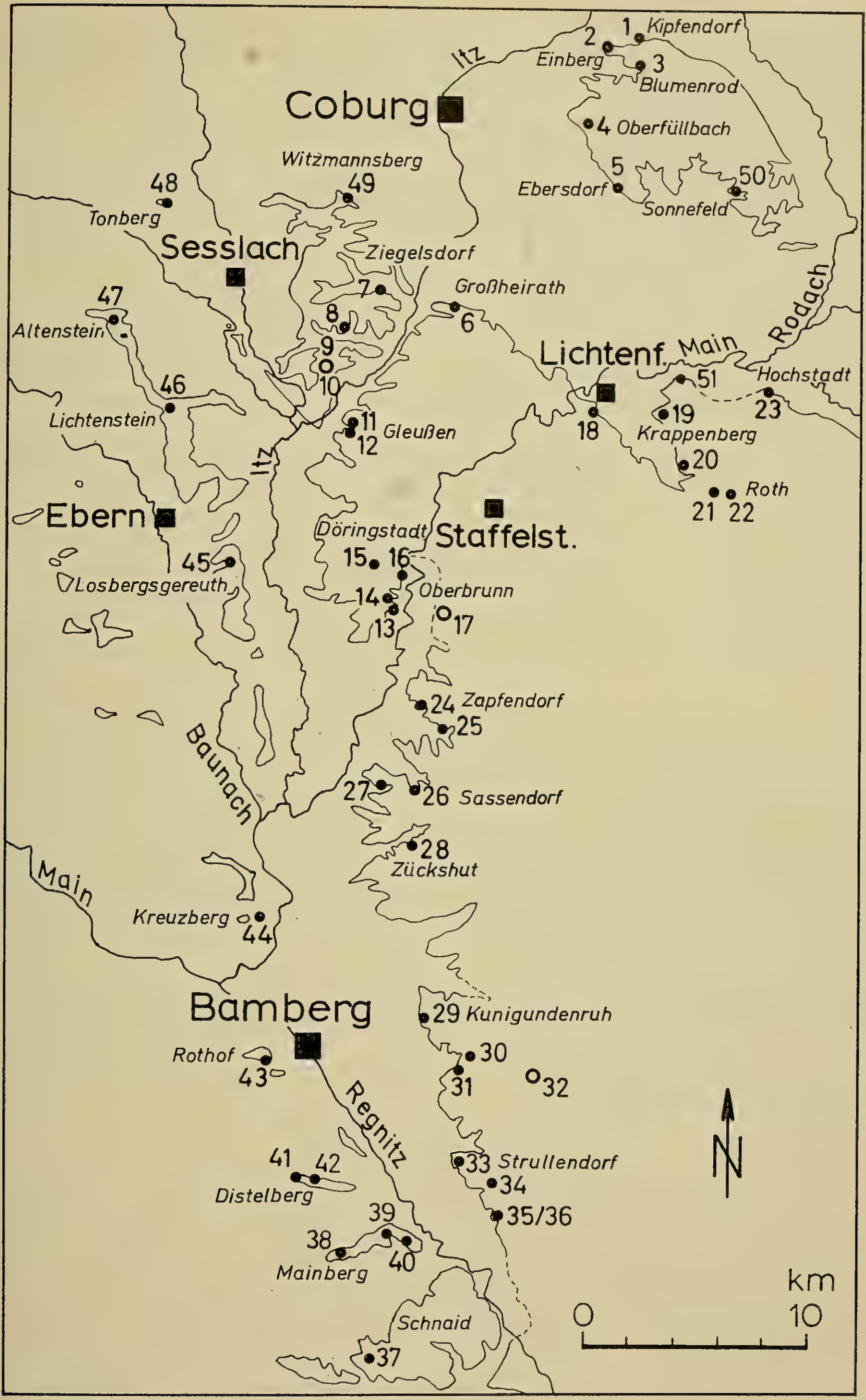

1 Kipfendorf
2
Einberg
3
Blumenrod
Itz
Coburg
4 Oberfüllbach
5
Ebersdorf
50
Sonnefeld
Witzmannsberg
49
48
Tonberg
Sesslach
Ziegelsdorf
7
Großheirath
6
47
Altenstein
8
9
10
Rodach
Main
Lichtenf.
51
Hochstadt
46
Lichtenstein
11
12
Gleußen
18
19
23
Krappenberg
20
Itz
Ebern
Staffelst.
21 22
Roth
Döringstadt
15
16
45
Losbergsgereuth
14
Oberbrunn
13
17
24 Zapfendorf
25
Baunach
27
26 Sassendorf
28
Zückshut
Main
Kreuzberg
44
Bamberg
29 Kunigundenruh
Rothof
43
30
31
32
Regnitz
N
41
42
Distelberg
33 Strullendorf
34
35/36
39
38
40
Mainberg
km
0
10
Schnaid
37

Abb. 1. Übersicht über das Arbeitsgebiet. Ausstrich der Basis des marinen Lias und Lage der Lokalitäten (Profilnummern wie in Abb. 2—5). Verzeichnis der Lokalitäten siehe Anhang S. 50—53. Kreise: Bohrprofile.

der Deponie einige Zeit optimal aufgeschlossen. Wichtig war auch ein vorübergehender, fast vollständiger Aufschluß des Hettangiums in Lichtenfels (Anschnitt Grünewaldstraße). Das ebenfalls bedeutsame Profil Oberbrunn ist in seinem oberen Teil im alten Steinbruchgelände noch gut erschlossen.

Die alten Brüche wurden in den letzten Jahren als Deponiemöglichkeit entdeckt und z. T. auch genutzt; einige sind bereits verfüllt. So ist fraglich, wie lange die Möglichkeit detaillierter Aufnahmen noch besteht. Auch unter diesem Gesichtspunkt schien eine Untersuchung wie die vorliegende geraten. Allerdings sind Bestrebungen im Gang, wichtige Aufschlüsse unter Schutz zu stellen.

Der Abbau galt und gilt immer noch Gesteinen unterhalb des marinen Hettangiums: Werksandstein und Werkton. Das marine Hettangium war und ist deshalb in den Abbauen im wesentlichen Abraum. Da nun die Materialgewinnung nur bis zu einer gewissen Abraummächtigkeit rentabel ist, sind die höchsten Schichten des Hettangiums meist nicht erschlossen. Deshalb fehlt in den Aufschlüssen in der Regel auch der Anschluß an den Arietenkalk.

Eine willkommene Ergänzung in dieser Hinsicht geben Bohrprofile, von denen im Lauf der Zeit eine beträchtliche Anzahl publiziert wurde. Leider handelt es sich dabei fast durchweg um Meißelbohrungen und zudem um Bohrmeisteraufzeichnungen. Deshalb sind die Bohrungen für die Detailgliederung nur von begrenztem Wert. Immerhin können sie z. T. Hinweise auf die Gesamtmächtigkeit geben.

Abschließend seien als wichtige natürliche Aufschlüsse noch genannt: die Schlucht beim Friedhof Sassendorf (Profil 26), der Prallhang des Alsdorfer Grabens S Döringstadt (Profil 15) sowie der Rutschhang NE Krappenroth (Profil 51).

1.4. Mächtigkeitsentwicklung

Die Mächtigkeit des betrachteten Schichtkomplexes schwankt beträchtlich. Im Coburger Gebiet liegt sie um 13 m; lediglich bei Ebersdorf sinkt sie auf ein Minimum von etwas über 10 m, hauptsächlich auf Kosten der höchsten Schichten. Im Maintal steigt die Mächtigkeit von ca. 17 m bei Oberbrunn und Döringstadt auf über 20 m bei Staffelstein und Lichtenfels. Mainab dagegen sinkt sie auf Werte, die etwa denen bei Coburg entsprechen. Ein Minimum wird im Gebiet S und E von Bamberg erreicht (um 10 m); von dort steigt die Mächtigkeit nach S wieder auf etwa 13 m in der litoralen und terrestrischen Fazies an.

Nach W dürfte die Mächtigkeit generell stark anschwellen, beträgt sie doch am Großen Haßberg in Unterfranken mindestens 32 m, möglicherweise sogar 40 m (Bloos 1979). Im Bereich der östlichen Haßberge gibt es indessen für die Mächtigkeiten kaum Anhaltspunkte, denn die spärlichen Aufschlüsse dort reichen nur wenig über die Basis des marinen Lias.

2. Schichtfolge in der marinen Fazies

Die marine Schichtfolge des Hettangiums in Oberfranken besteht überwiegend aus Tonstein mit eisenreichen Karbonatkonkretionen. Neben dünnen Siltlagen finden sich vereinzelt auffälligere Horizonte feinkörnigen Sandsteins mit Schill in Lagen und Linsen. Es kam darauf an, durch ein dichtes Netz von Profilen und durch Ammoniten festzustellen, ob diese Sandsteine horizontbeständig sind. Erfahrungen in Württemberg (Bloos 1976) ließen erwarten, daß dies der Fall ist.

2.1. Sohlbank des marinen Lias

Seit Gümbel (1858; 1864) ist bekannt, daß die an tierischen Körper- und Spurenfossilien praktisch leere Folge von Sandsteinen und Tonen im Niveau des höchsten Keupers von Oberfranken überlagert wird von einer grobkörnigen Sandsteinbank, die Cardinien und andere Muscheln sowie Spurenfossilien führt. Nach Knochenfunden im Steinbruchgebiet von Strullendorf und bei Witzmannsberg glaubte GÜMBEL (1858, 1864), rätisches Bonebed vor sich zu haben. Schon sehr früh (SCHRÜFER 1863) erhoben sich Zweifel hinsichtlich der Ansprache (als Bonebed) und des Alters (als rätisch). GÜMBEL selbst scheint sich später nicht mehr sicher gewesen zu sein, denn 1891 findet sich die Knochenlage von Strullendorf unter der grobkörnigen Cardinienbank; das „Bonebed" von Witzmannsberg wird nicht mehr genannt (1891: 533), und im Profil Kipfendorf wird die grobkörnige Cardinienbank als Basis des Lias betrachtet (1891: 572). Seit GOTHAN (1914: 166—169) besteht kein Zweifel mehr am liassischen Alter des Horizonts. Bis zum zweiten Weltkrieg wurde er dann entweder durchgehend als Lias α 2 (FRANK 1930; KRUMBECK 1933) oder durchgehend als Lias α 1 (KRUMBECK 1939) betrachtet. Als diachron wurde er erstmals 1947 von O. KUHN angesehen (nicht von FRANK 1930, wie oft fälschlicherweise angegeben). Diese Ansicht setzte sich darauf vollkommen durch, lediglich KRUMBECK schloß sich ihr nicht an (nachgelassene Profilserie).

Der Horizont transgrediert über terrestrische Sandsteine und — seltener — Tone; die Auflagerungsfläche ist oft flach gewellt. Über Aufragungen dieses Reliefs kann der Horizont aussetzen, in Mulden entsprechend anschwellen (bis ca. 1 m). Es gibt keine größeren Gebiete, in denen er fehlt.

Nicht selten spaltet der Horizont durch Einschaltung von 1—2 Tonlagen auf. Umgelagerte Karbonatkonkretionen, die sich häufig in dem Horizont finden, können aus solchen bankinternen Tonlagen aufgearbeitet sein (direkt nachgewiesen an auskeilenden Tonlinsen in Sassendorf), sie können jedoch auch aus Tonen, die den Horizont lokal unterlagern, stammen.

Häufig unterscheidet sich der Horizont durch gröberes Korn vom unterlagernden, überwiegend mittelkörnigen, gebietsweise auch fein- oder grobkörnigen Sandstein. Oft scheint die Sortierung schlecht zu sein (D. HOFFMANN 1970: 26), beziehungsweise besteht bimodale Korngrößenverteilung (Feinsand im Porenraum des Grobsands). Man beobachtet zuweilen auch reine Feinsandlagen in der Grobsandbank (z. B. Mainberg, Profil 40). KOSCHEL (1967) beobachtete Gradierung. In manchen Profilen ist kaum ein Unterschied im Korn vom Liegenden festzustellen. Es ist noch zu prüfen, ob in Fällen schwer erkennbarer Untergrenze durch Siebanalysen eine Grenzziehung möglich ist. In Zweifelsfällen kann dunklere, limonitische Färbung einen ersten Hinweis geben; die Variabilität der Ausbildung ist jedoch so groß und die Ähnlichkeit mit dem „Werksandstein" darunter manchmal so täuschend, daß Sicherheit erst die Fossilien bringen, die man mit einiger Geduld fast immer findet.

KRUMBECK (1939: 48) hat den Namen für den Horizont geprägt, der sich seitdem im Schrifttum über das Gebiet eingebürgert hat: Sohlbank des Lias α 1, später auch kurz Sohlbank. Da der Name ohne den Zusatz „des Lias α 1" neutral ist und keine Aussage über Iso- oder Diachronie beinhaltet, erscheint es nicht zwingend, ihn durch einen anderen Begriff („Basisbank" KOSCHEL 1969: 42) zu ersetzen.

Auf das Alter des Horizonts wird weiter unten eingegangen.

2.2. Tonstein mit Strullendorfer Horizont

Im größten Teil des Gebiets wird die Sohlbank von Tonstein unterschiedlicher Mächtigkeit überlagert; meist sind es 3—3,5 m, im Bereich der oben genannten Mächtigkeitsminima bei Ebersdorf und bei Bamberg 2 m, im Mächtigkeitsmaximum bei Staffelstein—Lichtenfels wahrscheinlich 7—8 m. Darüber folgt der Ebersdorfer Horizont.

Südlich und östlich von Bamberg erscheint jedoch unmittelbar über der Sohlbank erst ein feinkörniger Sandstein von ca. 1 m Mächtigkeit mit sehr wechselnden

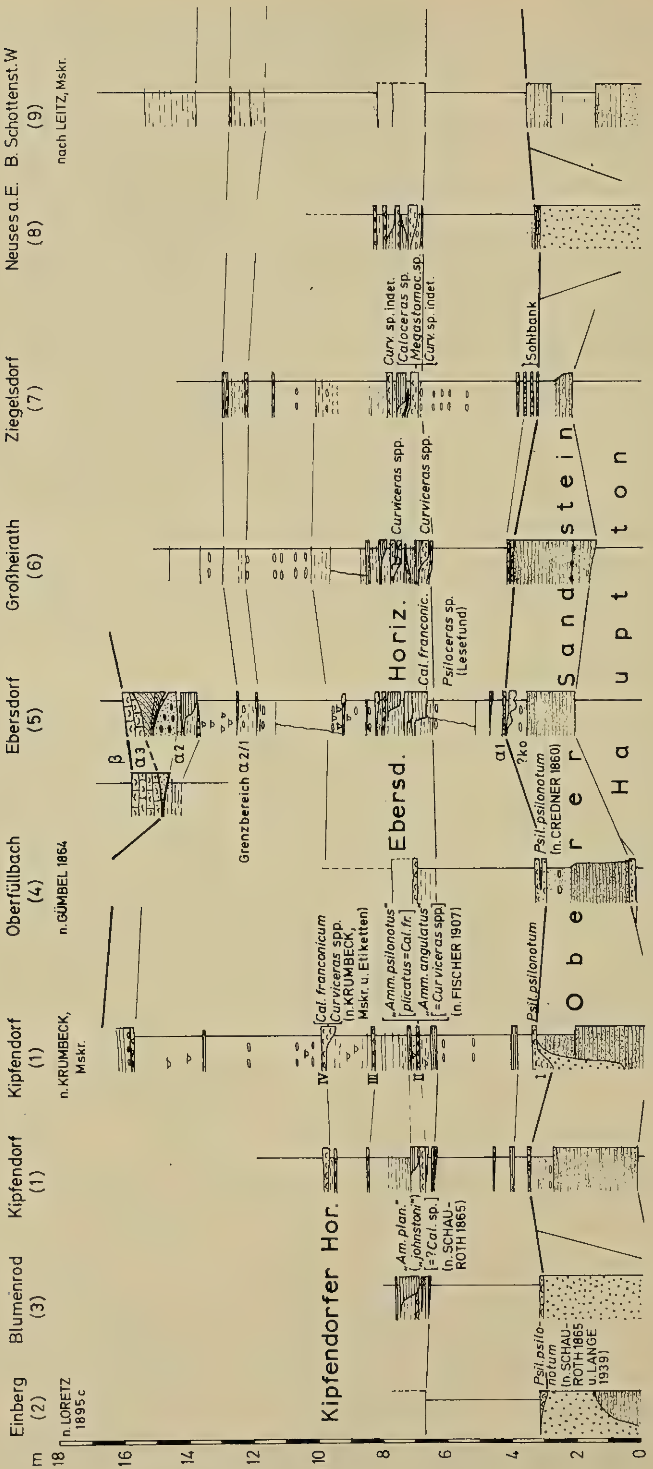

m
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
Einberg (2)
n. LORETZ 1895 c
Blumenrod (3)
Kipfendorf (1)
Kipfendorf (1)
n. KRUMBECK, Mskr.
Oberfüllbach (4)
n. GÜMBEL 1864
Ebersdorf (5)
Großheirath (6)
Ziegelsdorf (7)
Neuses a.E. (8)
B. Schottenst. W (9)
nach LEITZ, Mskr.
Kipfendorfer Hor.
Ebersd. Horiz.
Oberer Hauptsandstein
Hauptton
„Am. plan." („johnstoni") [=?Cal. sp.] (n. SCHAUROTH 1865)
Psil. psilonotum (n. SCHAUROTH 1865 u. LANGE 1939)
I
II
III
IV
Cal. franconicum
Curviceras spp. (n. KRUMBECK, Mskr. u. Etiketten)
[„Amm. psilonotus" plicatus = Cal. fr.]
„Amm. angulatus" [= Curviceras spp.] (n. FISCHER 1907)
Psil. psilonotum
Psil. psilonotum (n. CREDNER 1860)
β
α3
α2
α1
?ko
Grenzbereich α 2/1
Cal. franconic.
Psiloceras sp. (Lesefund)
Curviceras spp.
Curviceras spp.
Curv. sp. indet.
Caloceras sp.
Megastomoc. sp.
Curv. sp. indet.
Sohlbank

Abb. 2. Profile des marinen Hettangiums um Coburg mit unmittelbar unter- und überlagernden Schichten. Profilnummern wie in Abb. 1.

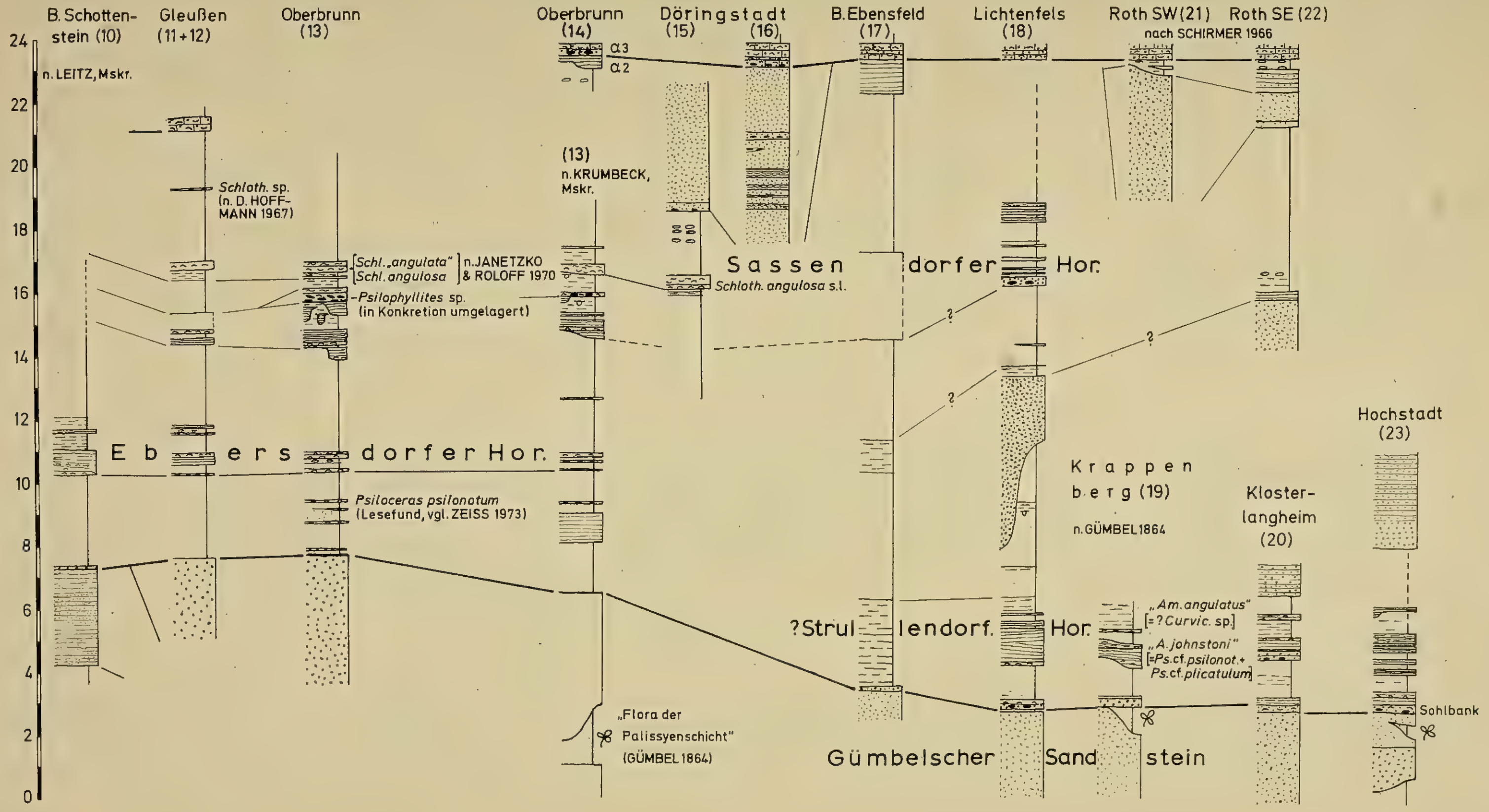

B. Schotten-stein (10)
n. LEITZ, Mskr.
Gleußen (11+12)
Schloth. sp. (n. D. HOFF-MANN 1967)
Oberbrunn (13)
[Schl. „angulata" / Schl. angulosa] n. JANETZKO & ROLOFF 1970
-Psilophyllites sp. (in Konkretion umgelagert)
Psiloceras psilonotum (Lesefund, vgl. ZEISS 1973)
Oberbrunn (14)
α3
α2
(13) n. KRUMBECK, Mskr.
„Flora der Palissyenschicht" (GÜMBEL 1864)
Döringstadt (15) (16)
Sassen
Schloth. angulosa s.l.
B. Ebensfeld (17)
Lichtenfels (18)
dorfer Hor.
Ebersdorfer Hor.
?Strullendorf. Hor.
Gümbelscher Sandstein
Krappenberg (19)
n. GÜMBEL 1864
„Am. angulatus" [=? Curvic. sp.]
„A. johnstoni" [=Ps. cf. psilonot. + Ps. cf. plicatulum]
Roth SW (21) Roth SE (22)
nach SCHIRMER 1966
Kloster-langheim (20)
Hochstadt (23)
Sohlbank
?
24
22
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0

Abb. 3. Profile im Gebiet Oberbrunn-Lichtenfels. Die Profilserie schließt unmittelbar an die von Abb. 2 an. Profilnummern wie in Abb. 1.

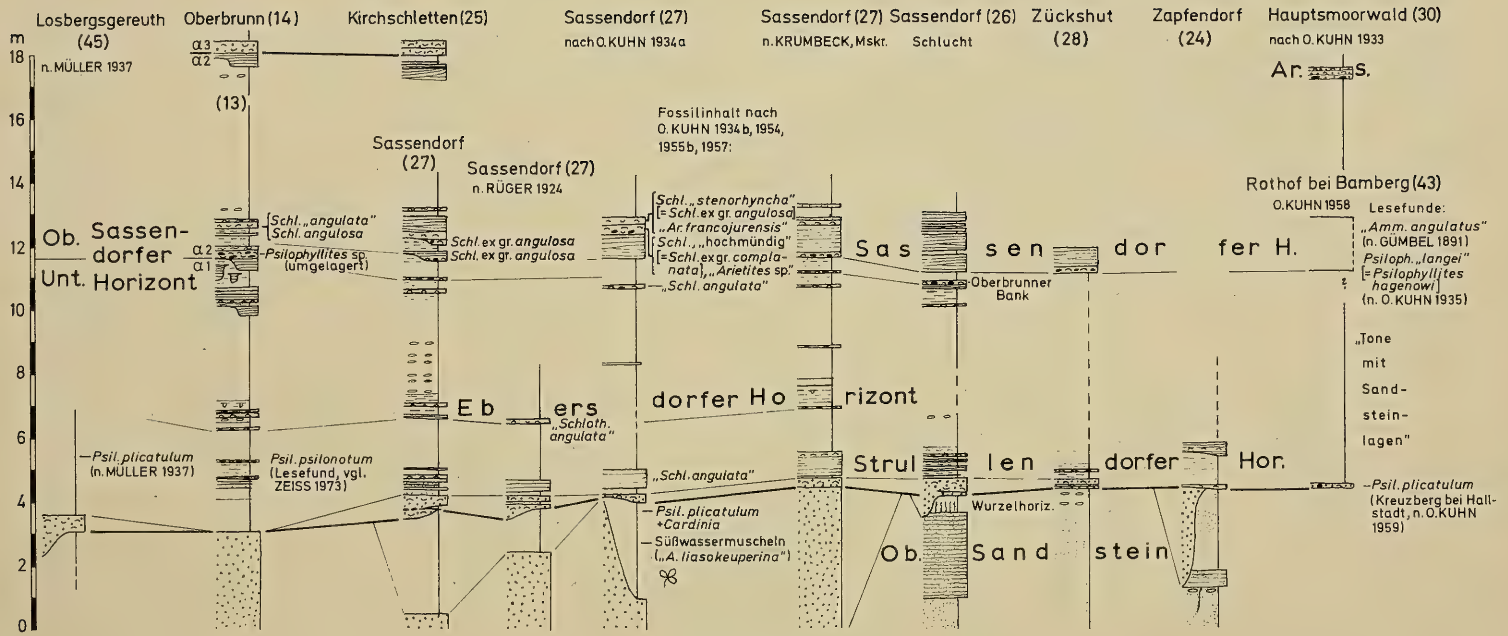

m
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
Losbergsgereuth (45)
n. MÜLLER 1937
Oberbrunn (14)
α3
α2
(13)
α2
α1
Kirchschletten (25)
Sassendorf (27)
Sassendorf (27)
n. RÜGER 1924
Sassendorf (27)
nach O. KUHN 1934a
Sassendorf (27)
n. KRUMBECK, Mskr.
Sassendorf (26)
Schlucht
Zückshut (28)
Zapfendorf (24)
Hauptsmoorwald (30)
nach O. KUHN 1933
Ar. S.
Rothof bei Bamberg (43)
O. KUHN 1958
Lesefunde:
„Amm. angulatus" (n. GÜMBEL 1891)
Psiloph. „langei" [= Psilophyllites hagenowi] (n. O. KUHN 1935)
„Tone mit Sand-stein-lagen"
–Psil. plicatulum (Kreuzberg bei Hallstadt, n. O. KUHN 1959)
Ob. Sassen-dorfer
Unt. Horizont
Schl. „angulata"
Schl. angulosa
Psilophyllites sp. (umgelagert)
Schl. ex gr. angulosa
Schl. ex gr. angulosa
Fossilinhalt nach O. KUHN 1934b, 1954, 1955b, 1957:
Schl. „stenorhyncha" [= Schl. ex gr. angulosa]
„Ar. francojurensis"
Schl., „hochmündig" [= Schl. ex gr. complanata], „Arietites sp."
„Schl. angulata"
Sassendorfer H.
Oberbrunner Bank
Ebersdorfer Horizont
„Schloth. angulata"
Strullendorfer Hor.
„Schl. angulata"
–Psil. plicatulum (n. MÜLLER 1937)
Psil. psilonotum (Lesefund, vgl. ZEISS 1973)
– Psil. plicatulum + Cardinia
– Süßwassermuscheln („A. liasokeuperina")
Wurzelhoriz.
Ob. Sandstein

Abb. 4. Profile im Gebiet Oberbrunn-Bamberg. Profilnummern wie in Abb. 1.

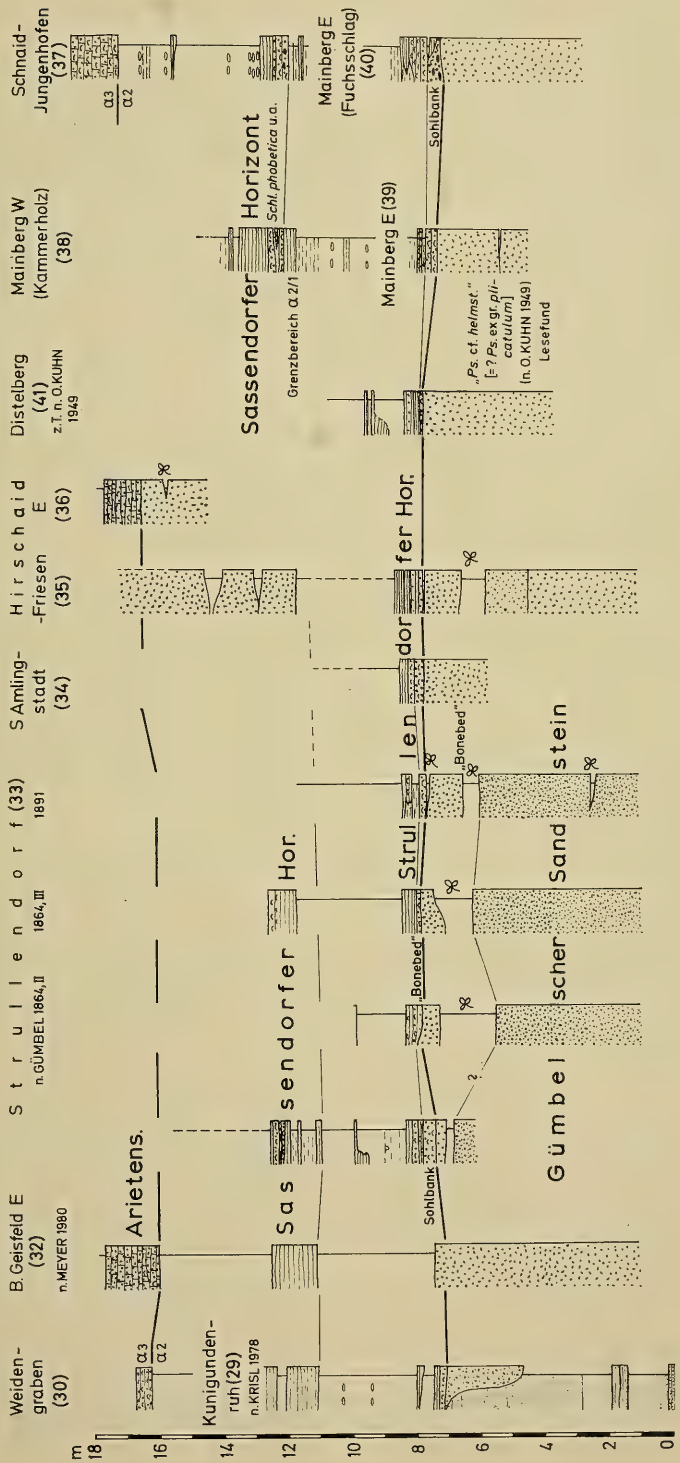

Weidengraben (30)
Kunigundenruh (29) n. KRISL 1978
B. Geisfeld E (32) n. MEYER 1980
Strullendorf (33)
n. GÜMBEL 1864, II
1864, III
1891
S Amlingstadt (34)
Hirschaid -Friesen (35)
Hirschaid E (36)
Distelberg (41) z.T. n. O. KUHN 1949
Mainberg W (Kammerholz) (38)
Schnaid-Jungenhofen (37)
Mainberg E (Fuchsschlag) (40)
Mainberg E (39)
α3
α2
Arietens.
Sassendorfer Hor.
Sassendorfer Horizont
Schl. phobetica u.a.
Grenzbereich α 2/1
Strullendorfer Hor.
„Bonebed"
Sohlbank
Gümbelscher Sandstein
„Ps. cf. helmst."
[= ? Ps. ex gr. plicatulum]
(n. O. KUHN 1949)
Lesefund
?
m
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0

Abb. 5. Profile im Gebiet östlich und südlich von Bamberg. Profilnummern wie in Abb. 1.

Anteilen von Tonstein. Eingestreute Grobquarze sind hier fast immer zu finden, ebenso fossilreiche Lagen und Linsen, vor allem mit Cardinien (Mainberg, Strullendorf, Distelberg).

Im Gebiet Oberbrunn—Lichtenfels schiebt sich dazwischen ein etwa 1 m mächtiger Tonsteinhorizont ein. Bei Lichtenfels führt der Sandstein lokal Schill in Linsen mit Grobquarz (Klosterlangheim, Profil 20). Gegen Coburg verliert sich der Horizont und ist nur noch durch einzelne geringmächtige Sandsteinplatten angedeutet, die zumindest teilweise den „Asterias-Platten" Gümbels (1891) entsprechen (benannt nach Ruhespuren von Ophiuren, die allerdings keinen Leitwert haben).

Der Sandsteinhorizont wird hier nach der Lokalität Strullendorf bezeichnet. Da er vom Ebersdorfer Sandsteinhorizont darüber durch Tonstein klar abgesetzt ist, kann er als lithologische Einheit betrachtet werden, auch wenn Ober- und Untergrenze nicht überall scharf und genau gleichalt sein mögen.

2.3. Ebersdorfer Horizont

In sämtlichen Profilen der Coburger Gegend erscheint über dem Tonstein mit den „Asterias-Platten" ein Sandsteinhorizont von 1,5—2 m Mächtigkeit. Er wurde von Schirmer (1981: 25) Ebersdorfer Sandstein benannt. Vorher wurde er in der Literatur durchgehend als „Angulatensandstein" bezeichnet aufgrund der Fazies und von Ammoniten, die in älterer Literatur als *„Ammonites angulatus"* mißdeutet wurden (z. B. Fischer 1907).

Wie im Strullendorfer Horizont wechselt der Tonanteil stark. Feinsandsteinerfüllte Erosionsrinnen sind häufig. Auch Schill in Pflastern, Lagen und Linsen ist verbreitet. Bis jetzt war der Horizont nur bei Coburg bekannt. Er ist jedoch auch weiter südlich vorhanden, freilich weniger markant. Nach Süden zu werden die auffälligen Erosionsrinnen selten; die verbleibende, weniger auffallende Wechsellagerung von Tonstein und Sandsteinplättchen deutet den Horizont noch an.

In den wenigen Aufschlüssen der östlichen Haßberge ist der Horizont meist abgetragen; der unterlagernde Tonstein erreicht mindestens 4 m Mächtigkeit (Tonberg bei Muggenbach, Profil 48).

Bei Lichtenfels ist der Horizont wahrscheinlich durch eine grobsanderfüllte Rinne ausgeräumt. Die — noch unsichere — Parallelisierung mit Oberbrunn scheint über die Bohrung Ebensfeld möglich (siehe Profilserie Abb. 3). Im Profil von Theodori (1848; zit. in Gümbel 1891: 545) könnte die Schicht 8 („Thalassiden-Schichten") dem Ebersdorfer Horizont entsprechen. Der bei Lichtenfels als Strullendorfer Horizont angesprochene Sandstein kann wegen der unterschiedlichen Ammonitenfauna nicht mit dem Ebersdorfer Horizont parallelisiert werden.

2.4. Kipfendorfer Horizont

Um Coburg folgt nun ein weiterer geringmächtiger Wechsellagerungshorizont von Tonstein und Sandsteinplättchen (insgesamt 0,5 m), der nur durch die eingelagerten Schill-Lagen (z. T. in Erosionsformen) auffällt. Er ist vom Ebersdorfer Horizont durch knapp 1 m Tonstein getrennt. In weiterer Entfernung von Coburg läßt er sich nicht mehr sicher erkennen. Im Niveau dieses Horizonts soll nach Kessler (1973: 22) eine Grobsandlage auftreten („Grenzbank α_{2u}/α_{2o} " = „Lias α 2-Trennbank" Schirmer 1974). Weder im Typusprofil dafür (Ebersdorf) noch sonst in der Umgebung von Coburg wurde indes von anderen Bearbeitern eine solche Lage beobachtet (vgl. Schirmer 1974: 176). Im Maintal tritt dagegen ein Grobsandhorizont auf, zu dem wahrscheinlich die von Schirmer (1974: 22) erwähnten Lagen bei Lichtenfels gehören; dieser Horizont hat jedoch eine andere stratigraphische Stellung (siehe 2.5., „Oberbrunner Bank").

Über dem Kipfendorfer Horizont folgen ca. 3 m Tonstein bis zum Sassendorfer Horizont.

2.5. Sassendorfer Horizont

Der Sassendorfer Horizont (hier benannt nach einer Lokalität mit besonders reicher Ammonitenführung) ist ein Sandsteinhorizont, der in der Bamberger Gegend ebenso markant ist wie der Ebersdorfer Horizont bei Coburg. Beide sind gleichartig ausgebildet. Gegen Coburg wird der Sassendorfer Horizont in ähnlicher Weise unauffällig wie umgekehrt der Ebersdorfer Horizont gegen Bamberg. Bei Gleußen (Profile 11, 12) vollzieht sich der Übergang; hier liegen beide etwa gleich stark abgeschwächt übereinander.

Der Sassendorfer Horizont ist in der Literatur bei Bamberg ebenso „Angulatensandstein" wie der Ebersdorfer bei Coburg. Noch FRANK (1930) setzte beide gleich („Fränkischer Hauptsandstein"). Das Verhältnis der beiden so auffälligen Sandsteinhorizonte wurde nach FRANK (1930) nicht mehr näher untersucht.

Im Gebiet Sassendorf—Oberbrunn wird der Horizont zweigeteilt durch eine pyritreiche Cardinienschill-Bank, die besonders auffällt durch die große Masse umgelagerter, flacher Kalksandstein- und Toneisensteinkonkretionen („untere Geröllbank": ZEISS 1976: 264) sowie durch eingestreute Grobsandkörner. Festgestellt wurde die Bank bei Sassendorf (ehemalige Steinbrüche auf dem Hängberg und Schlucht beim Friedhof) sowie im Steinbruchgelände von Oberbrunn. In seinem Profil bei Unterleiterbach beobachtete ROLOFF (1966: 27; vgl. auch JANETZKO & ROLOFF 1970: 81, Profil 15, Schicht 2) eine entsprechende Bank. Die Bank scheint sowohl für die Litho- wie für die Biostratigraphie einige Bedeutung zu haben. Sie sei hier als Oberbrunner Bank bezeichnet.

Vermutlich tritt die Bank in flachen Linsen auf. So fehlt sie z. B. im Profil 15 S Döringstadt, das nur wenig von Oberbrunn (Profil 13) entfernt ist. Im Profil 26 (Schlucht N Sassendorf) sind drei durch dünne Tonlagen getrennte Teilbänke entwickelt. Die oberste dieser Teilbänke ist im Gegensatz zu den tieferen feinkörnig (Fossilgrus und feiner Sand), umgelagerte Konkretionen fehlen in ihr und Grobsandkörner sind selten. Die Oberbrunner Bank verwittert zu einem tiefbraunen Mulm, in dem z. T. noch die umgelagerten Konkretionen erkennbar sind (Sassendorf, Hängberg-Brüche).

Die Mächtigkeiten der beiden Abschnitte des Sassendorfer Horizonts schwanken beträchtlich. Bei Anschwellen sind feinsandsteinerfüllte Erosionsformen ausgebildet. Beim Unteren Sassendorfer Horizont ist das bis jetzt nur von Oberbrunn bekannt; sonst ist dieser Teilhorizont nur angedeutet. Wo die Oberbrunner Bank fehlt, lassen sich beide Teilhorizonte nicht sicher unterscheiden; daher wird hier darauf verzichtet, die Teilhorizonte nach verschiedenen Lokalitäten zu benennen.

Die Mächtigkeitsschwankungen beim Oberen Sassendorfer Horizont bewegen sich zwischen 0,8 und 2,2 m. In verschiedenen Profilen wird er oben abgeschlossen durch eine Schillbank, die unten aus dicht gepackten Schalenresten mit Schlotheimien, darüber aus durchwühltem, schalenreichem Feinsandstein besteht („Hauptmuschelbank" O. KUHN 1933: 12). Auch wo der Teilhorizont geringmächtig ist (Oberbrunn; S Döringstadt), hält diese Bank durch. Bei größerer Mächtigkeit (Sassendorf) tritt Schill in Lagen und Linsen zusätzlich im Sandstein unter der Bank auf.

Bei Lichtenfels ist der Sassendorfer Horizont nur durch eine Wechsellagerung von Tonstein mit Sandsteinplättchen angedeutet. Ebenso wie in der Coburger Gegend fehlen dort die markanten, sandsteinerfüllten Rinnen. An der Basis ist dort eine Bank entwickelt, die erfüllt ist von umgelagerten Konkretionen, und deren Matrix aus mittel- und grobkörnigem Sandstein besteht. Dicht darüber folgen noch

1—2 dünne Grobsandlagen, die auch SCHIRMER (1974: 176) beobachtet hat. Im Profil von THEODORI (1848; zit. in GÜMBEL 1891: 545) wird in entsprechender Position eine ganz ähnliche Bank beschrieben (Schicht 9: „Blasen-Sandsteinlager"), und zwar fand er sie an zwei Stellen: bei Tiefenroth und zwischen Kösten und Schönsreuth. Möglicherweise handelt es sich dabei um eine küstennähere Ausbildung der Oberbrunner Bank; in diesem Fall wäre der Untere Sassendorfer Horizont bei Lichtenfels nicht entwickelt bzw. rein tonig.

Bei Bamberg ist der Sassendorfer Horizont von den beiden Zeugenbergen westlich der Stadt (Plateau beim ehemaligen Rothof; Altenburg) sowie vom Straßeneinschnitt bei der Kunigundenruh östlich davon (KRISL 1978) bekannt. O. KUHN (1949: 177, Fußnote) erwähnt von Bamberg (Rothof) eine „starke Geröllzone" an der Basis des Sandsteins, die möglicherweise die Oberbrunner Bank enthält. Die oben abschließende Schillbank des Sassendorfer Horizonts ist bei Bamberg bis jetzt nicht nachgewiesen.

Südlich von Bamberg war die Identifizierung des Sassendorfer Horizonts mit Hilfe von Ammoniten von wesentlicher Bedeutung. Bisher war dort die Stratigraphie des marinen Hettangiums noch weniger bekannt als anderswo (vgl. KRUMBECK 1933; O. KUHN 1934c). Im alten Steinbruch im Kammerholz auf dem westlichen Mainberg fanden sich nun erstmals Ammoniten in der marinen Fazies südlich von Bamberg, und zwar Schlotheimien im ca. 2 m mächtigen Feinsandstein oben im Aufschluß (Profil 38). Schürfarbeiten ergaben, daß das unterlagernde Tonsteinpaket wesentlich mächtiger ist, als O. KUHN (1934c: 122) angenommen hatte, daß also der Feinsandstein in einem Abstand von der Sohlbank auftritt wie auch sonst in der Gegend.

In den Profilen südlich von Bamberg (Mainberg, Kammerholz; Schnaid-Jungenhofen; Strullendorf) enthält der Sassendorfer Horizont eine fossilreiche Feinsandsteinlage mit Grobsandkörnern. Zum Teil ist diese Lage durch Tonfugen aufgespalten. Ob es sich hierbei um ein Äquivalent der Oberbrunner Bank handelt, ist unklar. Diese Lage enthält die oben erwähnten Schlotheimien auf dem Mainberg (siehe Profil 38, Abb. 5).

2.6. „Oberer Horizont"

Über dem Sassendorfer Horizont folgen Tonsteine von sehr unterschiedlicher Mächtigkeit (bis ca. 6 m). Dicht unter dem Arietenkalk beobachtet man nicht selten nochmals eine Wechsellagerung von unter 1 m Mächtigkeit, wiederum mit dickeren Sandsteinlagen und Schill-Linsen. Vereinzelt kommen auch Lagen mit Grobsandkörnern vor (Ebersdorf). Ob es sich um einen durchgehenden Horizont handelt, ist noch unsicher, da es bis jetzt zu wenig Aufschlüsse gibt. Eine definitive Benennung scheint deshalb verfrüht.

2.7. Grobsandrinnen

Erwähnt seien abschließend noch Sandmassen von oft beträchtlicher Mächtigkeit, die unvermittelt zwischen normal ausgebildeten Profilen auftreten. Die Sande sind mittel- bis grobkörnig, z. T. aber auch feinkörnig, nicht jedoch so fein wie die Sandsteine in der marinen Schichtfolge. Meist ersetzen sie den höheren Teil des marinen Profils (z. B. Umgebung von Döringstadt), z. T. treten sie auch mitten darin auf (Lichtenfels). Nach allem, was über diese Sande bekannt ist, sind sie erosiv in die marine Schichtfolge eingetieft. Sie bleiben für die Stratigraphie der marinen Fazies außer Betracht und werden an anderer Stelle besprochen.

3. Biostratigraphie

Eine eingehendere biostratigraphische Bearbeitung hat das marine Hettangium von Oberfranken bis jetzt nicht erfahren. Meist wurden Ammoniten in der Literatur ohne nähere Beschreibung angeführt; in sehr vielen Fällen gingen die Belegstücke verloren. Ansätze, diesen Zustand zu ändern (W. LANGE 1939; O. KUHN 1934b, 1935, 1955), waren zu fragmentarisch, um hinreichende Klärung zu bringen. Immerhin konnten damit einige Subzonen nachgewiesen werden, nämlich die *planorbis*- und die *johnstoni*-Subzone (W. LANGE 1939) sowie die *complanata*-Subzone (O. KUHN 1935); die zugrundeliegenden Artbestimmungen lassen sich freilich meist nicht mehr halten. Der Nachweis der *schroederi*-, der *hagenowi*- sowie einer *angulata*-Subzone (Näheres siehe unten) blieb zweifelhaft. Die Abgrenzung der Subzonen gegeneinander und z. T. sogar das Fundniveau leitender Ammoniten im Profil blieben unklar. Selbst die Grenze Psiloceraten-/Schlotheimien-Schichten ist bisher nicht hinreichend mit Ammoniten belegt worden.

In dieser Situation waren drei Aufgaben gestellt. Erstens mußten die in den Sammlungen überkommenen Stücke durch Neubearbeitung herangezogen werden. Dazu war zweitens der Versuch nötig, diese alten Stücke soweit möglich nachträglich zu horizontieren durch Vergleich des einbettenden Sediments mit der lithologischen Abfolge am Fundort. Drittens mußte durch horizontierte Neuaufsammlung im Gelände festgestellt werden, in welchen Schichten Arten auftreten, die in nicht oder nicht sicher horizontiertem Sammlungsmaterial bestimmt wurden, und die sich lithologisch nicht einwandfrei horizontieren ließen. Natürlich sollte eine Neuaufsammlung soweit möglich auch eine generelle Erweiterung der biostratigraphischen Kenntnis bringen. Auf das Sammlungsmaterial zu verzichten und sich nur auf Neufunde zu stützen war bei der Seltenheit der Ammoniten nicht möglich.

Erhaltung

Die Erhaltung vieler Funde läßt zu wünschen übrig. Die durchweg feinkörnigen Sedimente haben sich mehr oder minder gesetzt, was zu Verdrückungen unterschiedlichen Ausmaßes führte. Lediglich frühdiagenetisch durch Karbonat zementierte Gesteine, vor allem Konkretionen, enthalten weniger verdrückte Exemplare. Hinzu kommt, daß durch tiefgründige Entkalkung der Sandsteine das Karbonat gelöst wurde und von Schale und Phragmokon oft nur ein limonitischer Mulm zurückblieb. Wenig verwitterte Stücke sind nur in der Tongrube Kipfendorf gefunden worden.

Vorkommen

Sämtliche Gesteine des marinen Hettangiums in Oberfranken enthalten Ammoniten, jedoch in extrem unterschiedlicher Häufigkeit. In den Tonsteinen wie in den darin enthaltenen Karbonatkonkretionen sind sie außerordentlich selten, ebenso in fossilarmen, feingeschichteten Sandsteinbänken. Die beste Chance, Funde zu machen, besteht in Schillen, besonders solchen, die eine größere Zahl von Mollusken-Arten aufweisen, sowie in solchen mit umgelagerten Konkretionen. Dies gilt insbesondere für Anschwellungen solcher Schille, wo offenbar die an sich spärlichen Ammoniten konzentriert wurden. Bei Kenntnis dieser Zusammenhänge ist es durchaus möglich und sinnvoll, im oberfränkischen Hettangium gezielt nach Ammoniten zu suchen. Allerdings muß hinzugefügt werden, daß Schillkonzentrationen der genannten Art nicht gerade häufig sind. In der sehr ausgedehnten Tongrube Großheirath fanden sich nur zwei, in der noch ausgedehnteren von Ebersdorf keine.

Vorbemerkungen zur Beschreibung

Die nachfolgende Beschreibung dient vor allem der Dokumentation. Es wurden deshalb auch Funde berücksichtigt, die nicht oder nicht sicher bestimmt werden konnten, aber Besonderheiten zeigen; möglicherweise werden in Zukunft einmal vollständigere Stücke gefunden.

Die vorliegende Arbeit ist in erster Linie stratigraphischen Fragen gewidmet. Deshalb wird die Fauna der stratigraphischen Übersichtlichkeit halber nach Horizonten getrennt behandelt. Da es jedoch im beschriebenen Material nur wenige Arten und Gattungen gibt, die in mehreren Horizonten vorkommen, ist dadurch systematisch Zusammengehöriges nicht in störendem Maß auseinandergerissen. Der vollständigen Übersicht halber werden in der Literatur erwähnte, heute verschollene Stücke aus dem jeweiligen Horizont mit aufgeführt und zu deuten versucht.

Da es sich nicht um eine Revision handelt, werden keine Synonymielisten gegeben. Hierfür sei auf W. LANGE 1941 und 1951 verwiesen. Es werden lediglich Zitate an den Anfang gestellt, die Hinweise auf die jeweils behandelte Art oder Formengruppe in Oberfranken in dem betreffenden Horizont enthalten.

Bei der oft mäßigen Erhaltung und dem geringen Material schien es zweckmäßig, Formen, die sich keiner bekannten Art sicher zuordnen ließen, in großzügigen Gruppen zusammenzufassen (besonders in der Untergattung *Curviceras*). Es ist durchaus möglich, daß sich bei mehr und besserem Material in einer solchen Gruppe mehrere Arten unterscheiden lassen.

Alle Gehäusemaße sind zwischen den Rippen genommen; sie sind in den Maßtabellen in Millimetern (mm) angegeben. Die Definition der Maße findet sich in BLIND (1964). Die Abkürzungen bedeuten: Dm = Durchmesser, Nw = Nabelweite, Wh = Windungshöhe, Wb = Windungsbreite, Rz = Rippenzahl pro Umgang, Rz/2 = Rippenzahl pro halben Umgang. Hinter dem Meßwert der Nabelweite wird in Klammern deren Verhältnis zum Durchmesser in Prozent angegeben. Ferner findet sich als weiterer Parameter für das Anwachsen die sonst nicht übliche Beziehung Wh/Nw. Dieser Parameter ermöglicht die Berücksichtigung von Exemplaren mit unvollständigem letztem Umgang.

Die Abkürzungen für die Sammlungen bedeuten: BSM = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München; GPIG = Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Georg-August-Universität Göttingen; IMGT = Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen; IPE = Institut für Paläontologie der Universität Erlangen-Nürnberg; MNHB = Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin; NMC = Naturwissenschaftliches Museum der Coburger Landesstiftung; NMB = Naturkunde-Museum Bamberg; SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

3.1. Schichten unterhalb der Sohlbank

Die marine Fauna setzt generell mit der Sohlbank ein. Jedoch hat O. KUHN (1947; 1949; 1955b; 1957) von zwei Lokalitäten Ammonitenfunde unter der Sohlbank in nicht ohne weiteres als marin erkennbaren, offenbar aber marin beeinflußten Schichten beschrieben.

Die eine Lokalität (42 in Abb. 1) ist der Distelberg bei Höfen (ein Zeugenberg südlich von Bamberg). Von dort berichtet O. KUHN (1947: 34—35; 1949: 176) über ein Lesestück (bestimmt als „*Psiloceras* cf. *helmstedtense*") aus dem Werkstein „mindestens 2 m unter der ältesten Meeresbank mit Cardinien gelegen" (ermittelt durch Gesteinsvergleich).

Das Stück, aufbewahrt in der Bamberger Sammlung, liegt in einem sehr grobkörnigen, z. T. feinkiesigen, mürben, hellen Sandstein. Dieses Gestein ist auch heute noch an der Fundlokalität (42 in Abb. 1) in großen Blöcken anzutreffen. Eine

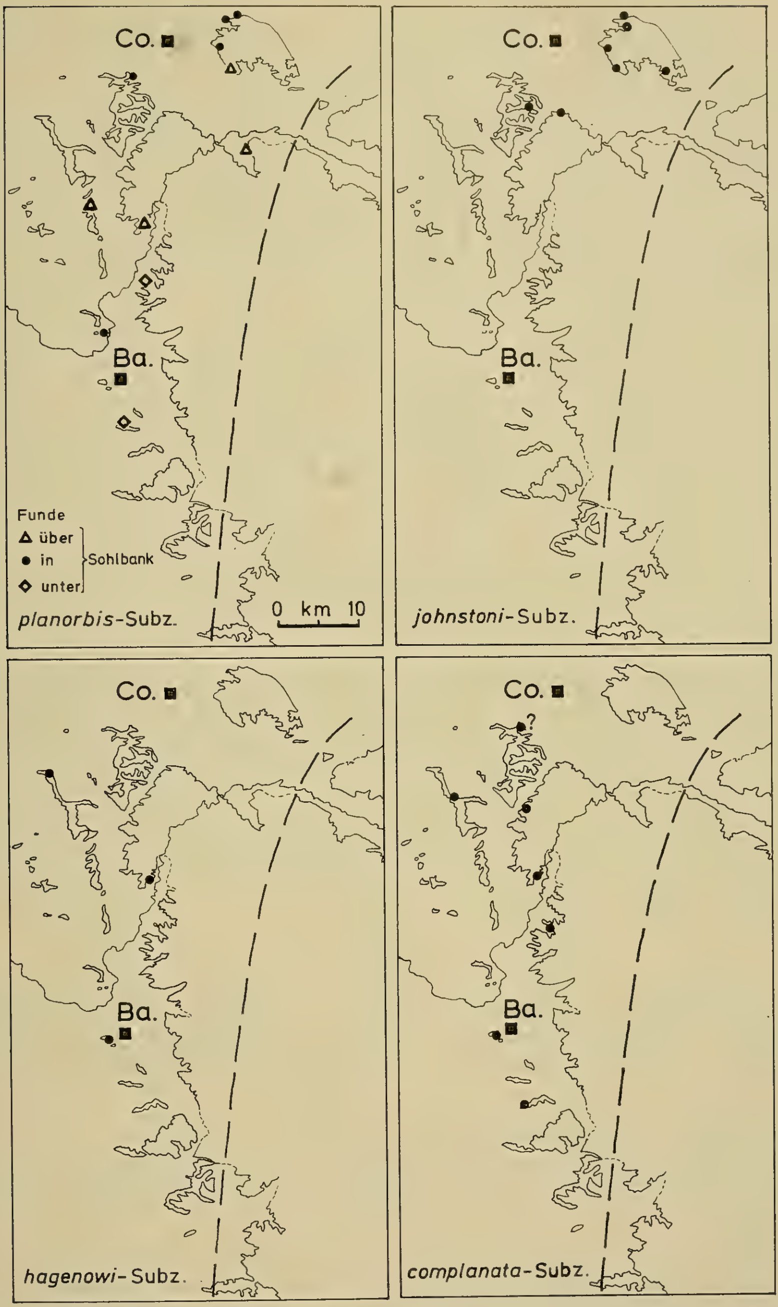

Co.
Ba.
Funde
△ über
● in
◇ unter
Sohlbank
planorbis-Subz.
0 km 10
Co.
Ba.
johnstoni-Subz.
Co.
Ba.
hagenowi-Subz.
Co.
?
Ba.
complanata-Subz.

Abb. 6. Fundlokalitäten von Ammoniten im Hettangium von Oberfranken, getrennt nach biostratigraphischen Horizonten. Unterbrochene Linie: ungefähre Lage des weitesten marinen Vorstoßes im tiefsten Hettangium.

Verwechslung mit der Sohlbank scheint ausgeschlossen; diese steht heute noch in dem kleinen Steinbruch am Westende des Distelberg-Plateaus (Profil 41) als stark limonitischer, mittelkörniger Sandstein an.

Der Durchmesser des Ammoniten beträgt etwa 5 cm. Der Phragmokon liegt als Abdruck vor (verkleinert abgebildet bei O. KUHN 1949: Abb. 1). Die Wohnkammer ist von mittelkörnigem Sandstein erfüllt; der Kontrast zum groben Korn des einbettenden Sandsteins weist darauf hin, daß das Stück umgelagert ist. Die Rippen sind ziemlich stumpf und gerade. Sowohl die Art der Berippung wie auch die ziemlich große relative Nabelweite machen O. KUHNS Vergleich mit *Psiloceras helmstedtense* JÜNGST unwahrscheinlich. Diese Art hat scharfe, nach vorn schwingende Rippen und wächst rascher an. Die wenig gute Erhaltung des Stücks macht eine Bestimmung schwierig. Entweder handelt es sich um ein *Caloceras* oder es gehört dem Formenkreis um *Psiloceras plicatulum* an. Ein sicherer Hinweis auf höhere Psiloceratenschichten ist das Stück nicht.

O. KUHN (1949: 176) hält das Stück für aus dem transgredierenden Meer in den fluviatilen Bereich eingespült. Es scheint jedoch aufgrund des erwähnten kontrastierenden Wohnkammersediments denkbar, daß ein erster mariner Horizont später durch einen fluviatilen Vorstoß aufgearbeitet wurde.

Die andere Lokalität ist Sassendorf, wo die Sohlbank im großen Steinbruchareal am Hängberg lokal von maximal über 3 m mächtigen Tonsteinen unterlagert wird, die eine liassische Flora geliefert haben (KRÄUSEL 1958; 1959). Aus diesen Tonen nun erwähnt O. KUHN (1955b: 409—410; 1957: 446) 4 berippte Psiloceraten, die er in die Nähe von „*Psiloceras plicatulum* und *plicatum*" stellt. Ein Exemplar ist in O. KUHN (1957: Abb. 3) als *Psiloceras plicatulum* abgebildet. Die Stücke wurden zusammen mit marinen Muscheln und Zähnen von Fischen gefunden. Das gesamte Material ist verschollen.

Neueste mikrofloristische Untersuchungen durch ACHILLES (1981) ergaben liassische Mikrosporen in dem Tonstein. Die von O. KUHN festgestellte marine Beeinflussung des Tons wurde jetzt durch den Fund von Tasmaniten (ACHILLES 1981: 64) bestätigt.

Die Ammoniten sprechen für tiefste Psiloceratenschichten, möglicherweise die *planorbis*-Subzone. Eine stratigraphische Trennung von berippten und unberippten Psiloceraten (O. KUHN 1955b: 410) ist in Süddeutschland nicht möglich; zumindest in Württemberg kommen beide immer zusammen vor, wenn auch in wechselnden Zahlenverhältnissen.

3.2. Sohlbank

In der Sohlbank sind zwischen Coburg und Bamberg *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT) und *Psiloceras plicatulum* (QUENSTEDT) gefunden worden (Zusammenstellung u. a. bei HAHN 1964: 35—41). Beide Arten belegen die *planorbis*-Subzone.

Funde von *Psiloceras psilonotum*:

1. Ein Exemplar von Oberfüllbach bei Coburg (CREDNER 1860: 313); verschollen.
2. Ein Exemplar von Witzmannsberg bei Coburg (v. SCHAUROTH 1865: 105); verschollen.
3. Ein Exemplar von Einberg bei Coburg (v. SCHAUROTH 1865: 105; lag W. LANGE 1939: 464 noch vor); verschollen.
4. Zwei bisher nicht publizierte Exemplare von Kipfendorf bei Coburg auf einer Gesteinsplatte in der Coburger Sammlung (siehe unten).

Funde von *Psiloceras plicatulum*:

1. Zweifelhafte Exemplare ohne Fundortangabe bei Coburg (v. SCHAUROTH 1853: 735: „schon in dem noch grobkörnig erscheinenden gelben Sandstein erscheint *Ammonites raricostatus* . . ."); verschollen.

2. Ein Exemplar vom Kreuzberg bei Hallstadt N Bamberg (O. KUHN 1959: 81—82); verschollen.

Ergänzend sei noch bemerkt, daß die Ammonitenfauna, die FRANK (1930: 153) aus der Sohlbank von Oberfüllbach nach GÜMBEL und RÜGER zitiert, nahezu frei erfunden ist. GÜMBEL hat wahrscheinlich selber keine Ammoniten dort gefunden; 1864: 234, Schicht 6 schließt er aufgrund der Begleitfauna: „. . . , also Bett des *Ammonites Johnstoni* oder *planorbis*!“ Und 1891: 573 erwähnt er „*Ammonites planorbis*“ ohne nähere Angaben (möglicherweise zitiert er CREDNER 1860). Die Art *johnstoni* läßt sich also durch GÜMBEL nicht belegen, und *planorbis* wird von FRANK nicht zitiert. Die Formen, die FRANK von RÜGER (1924: 151) übernommen hat, sind Stücke, die RÜGER in der Coburger Sammlung bestimmt hat, und die von ihm ohne Fundort und Fundschicht genannt sind!

Keines der in der Literatur bekannt gewordenen Exemplare von Ammoniten aus der Sohlbank ist genauer dokumentiert worden, und von einigen Autoren (RÜGER 1924: 152; VOLLRATH 1928: 84; FRANK 1930: 176) wurden die Funde sogar in Zweifel gezogen. Die erste sichere Bestätigung des Vorkommens in der Sohlbank gab W. LANGE 1939. Der einzige noch vorhandene Ammonitenfund aus der Sohlbank sei hier näher beschrieben.

Psiloceras psilonotum (QUENSTEDT)

Taf. 1, Fig. 1; Abb. 7, Mitte

Das Stück liegt zusammen mit dem Abdruck eines kleineren, verdrückten Exemplars auf einer Platte grauen, grobkörnigen Kalksandsteins mit zahlreichen Muschelresten. Die Platte wurde laut Etikett 1908 von FISCHER in der Tongrube Kipfendorf gefunden, die der Finder 1907 ausführlich beschrieben hat. Die Platte wird in der Coburger Sammlung (NMC Nr. 9026) verwahrt.

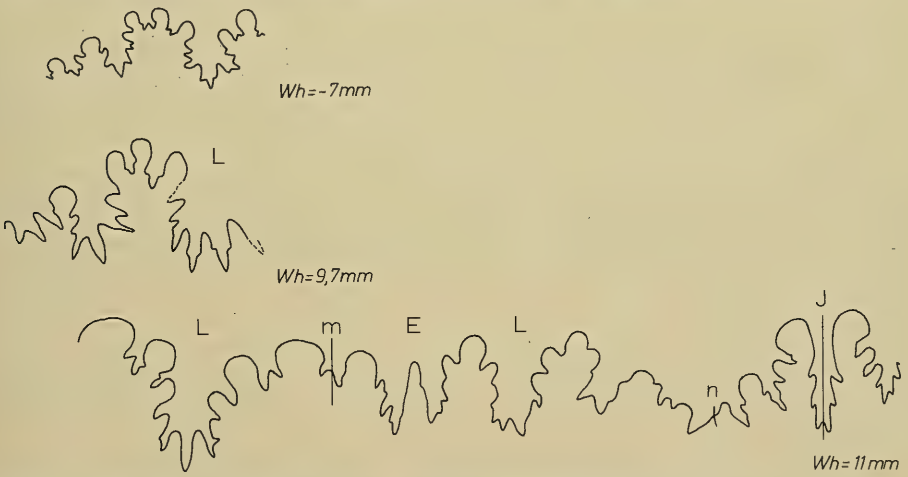


Abb. 7. Lobenlinien von Psiloceraten unterhalb des Ebersdorfer Horizonts.
Oben: *Psiloceras* sp., Prägesteinkern in Konkretion (Abdruck), wahrscheinlich Tonstein unterhalb des Ebersdorfer Horizonts, Tongrube Ebersdorf. Vgl. Taf. 1, Fig. 5. — SMNS Nr. 26284.
Mitte: *Psiloceras psilonotum* (QU.), Sohlbank, Tongrube Kipfendorf. Leg. FISCHER 1908. Vgl. Taf. 1, Fig. 1. — NMC Nr. 9026.
Unten: *Psiloceras psilonotum* (QU.), Lesestück (nicht aus Sohlbank), Steinbruch SW Oberbrunn. Leg. DITTMAR um 1930. Original zu W. LANGE 1931: 365 und ZEISS 1976: 263. Vgl. Taf. 1, Fig. 2. — IPE Nr. N 100.

Maßtabelle (Maße wegen leichter Verdrückung nicht ganz exakt)

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wh/Nw	Bemerkungen
NMC Nr. 9026	41	18 (44)	13	0,72	Taf. 1, Fig. 1

Die Maßverhältnisse entsprechen denen relativ rasch anwachsender Exemplare von *Psiloceras psilonotum* in Württemberg. Die Schale ist weitgehend erhalten. Soweit erkennbar ist das Stück bis zum Ende gekammert. Die Füllung besteht aus dem groben Sand der Bank in kalzitischer Matrix. Die Lobenlinie, nur teilweise freigelegt, bietet keine Besonderheiten.

Auf den erwähnten Abdruck neben dem Stück braucht hier wegen der wenig guten Erhaltung nicht näher eingegangen zu werden.

3.3. Schichten zwischen Sohlbank und Ebersdorfer Horizont

Aus den überwiegend tonigen Schichten liegen nur wenige (7) Funde vor. Sie lassen sich sämtliche den beiden Gruppen *Psiloceras psilonotum* und *Psiloceras plicatulum* zuweisen. Trotz der oft wenig günstigen Erhaltung und z. T. unsicheren Horizontierung sprechen sie doch dafür, daß die *planorbis*-Subzone in Oberfranken über die Sohlbank hinaufreicht.

Psiloceras psilonotum (Quenstedt)

Taf. 1, Fig. 2; Abb. 7, unten

1931 *Psiloceras* aff. *psilonotum.* — W. Lange, S. 365, Fußnote 15.
1932 *Psiloceras planorbe.* — Dittmar, S. 9.
1976 *Psiloceras* aff. *psilonotum* (F. A. Quenstedt). — Zeiss, S. 263.

Das Exemplar (IPE Nr. N 100) ist ein Lesestück „aus der Halde" (Dittmar 1932) des aufgelassenen Steinbruchs SW Oberbrunn. Das einbettende Gestein ist ein sehr feinkörniger, bräunlicher Kalksandstein mit viel Fossilgrus. Welchem Horizont das Stück entstammt, ließ sich nicht feststellen, jedoch sicher nicht der Sohlbank. Wenig über der Sohlbank erscheinen bei Oberbrunn mehrere Bänke (Strullendorfer Horizont), aus deren Niveau das Stück stammen könnte.

Eine treffende Beschreibung des Exemplars hat bereits W. Lange (1931: 365, Fußnote 15) gegeben, der hier kaum etwas hinzuzufügen ist. Die Maßverhältnisse entsprechen denen weitnabeliger Exemplare in Württemberg. Die schwachen Falten auf den inneren Windungen finden sich auch bei manchen württembergischen Stücken.

Maßtabelle (vorletzte Windung)

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wb	Wh/Nw	Bemerkungen
IPE Nr. N 100	35,0	16,6 (47)	10,0	8,1	0,60	Taf. 1, Fig. 2

Auf dem letzten Umgang konvergieren die Flanken etwas stärker nach außen als sonst bei der Art; dies dürfte jedoch auf Deformation zurückgehen, denn die übrigen Windungen zeigen die Erscheinung nicht. Auf Verdrückung weist zudem eine deutliche Asymmetrie des letzten Umgangs hin. Der Nabel ist sehr flach, was auch bei württembergischen Stücken vorkommt.

Die Lobenlinie (Abb. 7, unten) ist asymmetrisch. Ihre Ausformung weicht etwas von der üblichen ab, findet sich jedoch auch vereinzelt bei württembergischen Stücken.

Psiloceras cf. *psilonotum* (QUENSTEDT)

Taf. 1, Fig. 3

1864 *Ammonites Johnstoni.* — GÜMBEL, S. 232.

Das schlecht erhaltene Stück (BSM Nr. As I 839) liegt in einem fahl graugelben, sehr feinkörnigen Sandstein vom Krappenberg bei Lichtenfels, der erfüllt ist von Fossilresten. Ein weiteres Stück von dort aus demselben Sandstein wird weiter unten besprochen (*Psiloceras* cf. *plicatulum*). Beide Stücke sind wahrscheinlich Belege zu GÜMBEL 1864: 232 (Schicht 5). Ergänzend sei bemerkt, daß beide Stücke alte Sammlungsnummern des Königlich Bayerischen Oberbergamts tragen: das vorliegende L I 198, das andere L I 206. Die ursprüngliche Bestimmung auf dem Etikett lautet „*Amm. planorbis* SOW.“; der Artname ist von gleicher Hand in „*Johnstoni*“ abgeändert. Nach frdl. Auskunft von Dr. G. SCHAIRER, München, handelt es sich nicht um die Handschrift GÜMBELS.

Von dem verdrückten Stück ist nur der letzte Umgang erhalten, dessen erste Hälfte als beschädigter Sandsteinkern, die zweite Hälfte lediglich als Abdruck. Die zu Anfang erkennbaren flachen Falten verlieren sich auf der zweiten Windungshälfte. Diese Skulpturentwicklung spricht gegen *Caloceras;* aus demselben Grund ist *Psiloceras plicatulum* wenig wahrscheinlich. Die Sutur ist nicht erhalten. Es könnte deshalb auch ein *Psilophyllites* vorliegen. Jedoch wäre dann die Flankenskulptur ungewöhnlich. Am ehesten läßt sich das Stück mit dem *Psiloceras psilonotum* von Oberbrunn vergleichen, das vorstehend besprochen wurde; lediglich die relative Nabelweite scheint geringer gewesen zu sein.

Psiloceras cf. *plicatulum* (QUENSTEDT)

Taf. 1, Fig. 4

1864 *Ammonites Johnstoni.* — GÜMBEL, S. 232.
1934 (?) *Proarietites (Alsatites) quedlinburgensis* W. LANGE. — O. KUHN, S. 44, 52, Taf. 3, Fig. 7. — [1934b]
1959 *Psiloceras plicatulum.* — O. KUHN, S. 81.

Sämtliche Exemplare stammen aus feinkörnigem Sandstein des Krappenbergs bei Lichtenfels. Eines (BSM Nr. 1933 V 49; alte Nummer L I 206) ist wahrscheinlich der oben erwähnte zweite Beleg zu GÜMBEL 1864: 232 (Schicht 5) und außerdem das Original zu O. KUHN 1934, Taf. 3, Fig. 7.

O. KUHN (1959: 81) erwähnt weitere Exemplare aus der Sammlung M. ABEND, Lichtenfels, von denen er bemerkt: „die zwei nicht exakt bestimmbaren Arten stehen *Psiloceras plicatulum* nahe und stammen aus einem sehr feinkörnigen, gelblichen Sandstein“ (gemeint sind vermutlich „Stücke“ statt „Arten“). ABEND selber (1937: 11—13) erwähnt die Stücke nicht. Über den Verbleib der Sammlung ABEND ließ sich nichts in Erfahrung bringen. Es besteht kaum ein Zweifel, daß die Stücke aus demselben Horizont wenig über der Sohlbank stammen wie diejenigen GÜMBELS, denn wesentlich höhere Schichten sind auf dem Krappenberg nicht erhalten.

Bei dem Exemplar der Münchener Sammlung handelt es sich um den Abdruck eines verdrückten Stücks. Es sind nur Teile der letzten Windung erhalten. Die Windung wächst ziemlich rasch an. Die Rippen sind nach rückwärts geneigt, sie verlaufen gerade, z. T. auch etwas nach hinten konkav. Sie stehen mäßig dicht (ca. 20 pro Umgang). Sie sind relativ stumpf und breit, vor allem gegen das Windungsende. Sie erlöschen auf dem oberen Teil der Flanke ohne schmäler zu werden und ohne sich nach vorne zu wenden.

Das rasche Anwachsen wie auch die Art der Berippung sprechen gegen *Alsatites quedlinburgensis* (O. Kuhn 1934b). Den retrokonkaven Rippenschwung findet man nach Vergleichen mit württembergischem Material im gleichen Größenstadium bei *Psiloceras plicatulum.* Auch so relativ markante Rippen kommen bei dieser Art in Württemberg vor.

Psiloceras aff. *plicatulum* (Quenstedt)

1937 *Psiloceras* aff. *plicatulum* (Qu.) Pomp. — K. Müller, S. 40—41.

Das wichtige, in der Literatur oft zitierte Stück stammt nach Müller (1937: 41) aus dem Tonstein etwa 1,80 m über der Sohlbank. Eine Abbildung liegt nicht vor, das Stück selber ist verschollen.

Psiloceras sp.

Taf. 1, Fig. 5; Abb. 7, oben

Das nicht genau bestimmbare Bruchstück stammt aus einer Konkretion in der Tongrube Ebersdorf, sehr wahrscheinlich aus dem Tonstein zwischen Sohlbank und Ebersdorfer Horizont. Es handelt sich um den Abdruck eines Prägesteinkerns. Das Fragment von ca. 7 mm Windungshöhe ist glatt, abgesehen von Fältchen auf dem unteren Teil der stark gewölbten Flanke. Dies und auch die Lobenlinie sprechen für *Psiloceras* s. str.

„*Schlotheimia angulata*"

1949 *Schlotheimia angulata.* — O. Kuhn, S. 176—177.
1954 *Schlotheimia* sp. — O. Kuhn, S. 22.
1955 *Schlotheimia angulata.* — O. Kuhn, S. 410. — [1955b]

O. Kuhn erwähnt wiederholt Schlotheimien-Funde dicht über der Sohlbank, z. T. ohne Fundortangabe (1949: 176: „mehrfach"). Keiner dieser Funde ist genauer dokumentiert, sämtliche sind verschollen. Lediglich von einem Stück wird die Fundlokalität angegeben: Sassendorf. Die Angaben über die Lage des Fundhorizonts sind widersprüchlich: Das Stück soll nach O. Kuhn 1954: 22 ca. 1,5 m über der Sohlbank, nach 1955b: 410 aber nur 50 cm über der Sohlbank gefunden sein. Möglicherweise handelt es sich um zwei verschiedene Stücke.

Da im selben Aufschluß einige Meter höher der Sassendorfer Horizont zahlreiche Schlotheimien führt, möchte man an ein abgerutschtes Lesestück denken. Letztlich läßt sich aber aus den spärlichen Angaben O. Kuhns nicht mehr rekonstruieren, was vorgelegen hat. Es ist jedoch sicher, daß sich damit eine „*Angulata*-Zone" nicht belegen läßt. Einerseits widerspricht dem die Psiloceratenfauna desselben Horizonts an anderen Orten schärfstens, zum andern ist in den nahe gelegenen Profilen Oberbrunn und Rothof die *hagenowi*-Subzone darüber nachgewiesen (siehe unten).

3.4. Ebersdorfer und Kipfendorfer Horizont

Beide Horizonte werden hier zusammengefaßt, da die Ammonitenfunde von Fischer aus dem Ebersdorfer Horizont (Fischer 1907: 2, 6—7: „Untere Cardinienbank"), diejenigen von Krumbeck jedoch nach Etiketten aus dem Kipfendorfer Horizont („Bank IV"; deren Lage in der nachgelassenen Profilserie, vgl. Abb. 2 vorliegender Arbeit) stammen sollen. In Kipfendorf wurden jetzt keine Neufunde gemacht; Neufunde im Ebersdorfer Horizont in der Umgebung bestätigen aber das von Fischer angegebene Niveau. Neufunde aus dem Kipfendorfer Horizont liegen nicht vor.

Die Stücke der Coburger Sammlung, die z. T. von FISCHER gefunden wurden (Fundjahr 1908), stecken großenteils noch in Handstücken der einbettenden Bank. Nach diesem Material bestand die Bank aus grauem, dicht gepacktem Schill, der überwiegend recht feinkörnig war (Fossilgrus), besonders im oben abschließenden Teil (NMC Nr. 13157). Überlagert war sie von Tonstein. Wie zwei größere Platten zeigen, muß die Bank mindestens 10—15 cm mächtig gewesen sein. Es fällt auf, daß Cardinien gegenüber anderen Muscheln (Liostreen, Pleuromyen, Pectiniden) stark zurücktreten. Muschelklappen, gewölbt oben eingebettet, mit fossiler Wasserwaage sind nicht selten (NMC Nr. 13157 und 13158). Die feinste Lage, die zuoberst in diesen Wasserwaagen abgesetzt wurde, ist oft von rötlicher Farbe. Eine Lage führt in großer Menge kleine, rötlichbraune, gerundete Toneisensteingerölle (bis ca. 1 cm Durchmesser) und zusammengeschwemmte Caloceraten. Deren Wohnkammer ist meist mit demselben rötlichen Toneisenstein erfüllt. Einige Exemplare weisen aber auch Füllung mit Banksediment auf. Ammoniten aus anderen Teilen der Bank weisen ebenfalls diese zwei Typen von Sedimentfüllung auf, wobei beim zweiten Typ fossile Wasserwaagen vorkommen. Artliche Unterschiede bestehen zwischen den Exemplaren mit unterschiedlichen Sedimentfüllungen nicht.

Zwei Stücken KRUMBECKS in der Erlanger Sammlung haftet noch Gestein an, ein grauer Schill, der gleichfalls arm an Cardinien ist. Ein Unterschied zum Gestein der Stücke in der Coburger Sammlung läßt sich nicht erkennen.

Eine Schillbank der beschriebenen Art ist heute im Aufschluß Kipfendorf nicht mehr zu sehen. In sämtlichen Bänken überwiegen Cardinien bis zur Obergrenze. Vergleichbar hinsichtlich Geröllführung und Armut an Cardinien war lediglich eine kaum 4 cm dicke, nur wenige Dezimeter seitlich aushaltende Schillinse im Ebersdorfer Horizont, und zwar mitten in einer feinkörnigen Sandsteinbank. Rötlich gefärbte fossile Wasserwaagen finden sich im Kipfendorfer Horizont in der durchziehenden, dicken Sandsteinbank, und zwar nahe deren Obergrenze; sonst besteht keine Übereinstimmung. Wahrscheinlich handelt es sich bei dem ammonitenreichen Schill um eine Linse, die entweder im Ebersdorfer oder im Kipfendorfer Horizont gelegen war (s. u.).

Noch ein weiterer Horizont enthielt in der Tongrube Kipfendorf Ammoniten, und zwar eine graue, schillfreie, schiefrig-tonige Siltsteinlage. Es handelt sich dabei um die größten dort gefundenen Exemplare von *Caloceras* (1 Exemplar in der Coburger Sammlung, Orig. zu W. LANGE 1939: 465, Nr. 4, Dm 89 mm; 1 Exemplar in der Erlanger Sammlung, IPE Nr. N 103, von KRUMBECK gefunden, Dm 80 mm). Über die Lage dieses Horizonts im Profil ist nichts bekannt; möglicherweise lag er über dem oben beschriebenen Schill. Beide Stücke tragen von KRUMBECKS Hand die stratigraphische Bezeichnung „Bank IV?“. Das Fragezeichen läßt darauf schließen, daß KRUMBECK sein Stück in einem abgestürzten Block gefunden hat. Möglicherweise entstammen auch seine anderen Funde nicht dem Anstehenden, sondern sind nachträglich horizontiert.

Wägt man ab, welche stratigraphische Herkunft der Kipfendorfer Ammonitenfunde wahrscheinlicher ist, scheint ein gewisses Übergewicht zugunsten des Ebersdorfer Horizonts zu bestehen: 1. die vergleichbare Ammonitenfauna des Horizonts an Lokalitäten in der Umgebung, 2. die ausgeprägtere Tendenz des Horizonts, Schill in Linsen zu führen, 3. der genannte Hinweis, daß KRUMBECKS Funde möglicherweise nicht aus dem Anstehenden stammen, und 4. die Horizontangabe FISCHERS (1907). Trotzdem bleibt eine Unsicherheit. Als gesichert kann hingegen gelten, daß die Funde nicht von unterhalb des Ebersdorfer Horizonts stammen, da dort Schillinsen völlig fehlen.

Der Fossilreichtum des Ebersdorfer Horizonts um Coburg ist schon früh aufgefallen. BERGER (1832: 26—27) und SCHAUROTH (1853: 736—737) geben anschauliche Beschreibungen; letzterer hält eine Schillbank darin für „die bekannte Muschelbank im Coburgischen“ v. SCHLOTHEIMS.

Der Horizont wurde seit jeher der Angulata-Zone zugerechnet; Hauptargument war die Fazies, „typischer Angulatensandstein“. Die Psiloceraten-Fauna von Kipfendorf war mit dieser Vorstellung schwer vereinbar und wurde auch nie bewältigt: Entweder man nahm die Fauna zur Kenntnis und schloß konsequenterweise deren Niveau in Kipfendorf aus dem „Angulatensandstein“ aus (D. HOFFMANN 1967: 12), für welchen es dort dann kein Äquivalent gab (was nicht diskutiert wurde). Oder aber man bezog das Psiloceraten führende Niveau im Kipfendorfer Profil in den „Angulatensandstein" ein (was naheliegt), ignorierte dafür aber die Fauna (HAHN 1964: 45; KESSLER 1973: 21). Einzig KRUMBECK (1939: 66) zog aus der Fauna die richtige Konsequenz für die Einstufung des „Angulatensandsteins" in Profilen der Coburger Gegend: „. . . weil mir Kalksandsteine in dem grundlegenden Kipfendorfer Profil nur aus den *Psiloceras*-Schichten bekannt sind". Seine Auffassung, die der gängigen stets unbeachtet entgegengestanden hatte, wird noch deutlicher in seiner nachgelassenen Profilserie. Die jetzige Neubearbeitung hat KRUMBECK voll bestätigt.

In den Aufschlüssen Kipfendorf und Großheirath finden sich, wie oben z. T. schon erwähnt, neben primär eingebetteten Exemplaren (Sandsteinfüllung, z. T. mit geologischer Wasserwaage) auch umgelagerte Stücke mit konkretionärem Karbonat als Füllung. Da diese umgelagerten Stücke aus Tonlagen desselben Horizonts stammen, ändert sich an der stratigraphischen Aussagekraft für den Ebersdorfer bzw. Kipfendorfer Horizont nichts.

Psiloceras (Caloceras) franconicum n. sp.

Taf. 1, Fig. 6—9; Abb. 8, 9c—f, 10

? 1865 *Ammonites raricostatus* Dkr. — v. SCHAUROTH, S. 105, Nr. 2320.
1907 *Ammonites psilonotus.* — FISCHER, S. 6.
1939 *Psiloceras (Caloceras) torus* (D'ORB.). — W. LANGE, S. 465.
1976 *Psiloceras torus hercynum* LANGE. — ZEISS, S. 263.

Holotypus: Original zu Taf. 1, Fig. 6; Naturwissenschaftliches Museum Coburg, Nr. 8082.

Locus typicus: Tongrube Kipfendorf bei Coburg.

Stratum typicum: Ebersdorfer Horizont (siehe „Vorkommen"; die Funde vom locus typicus sind nicht einwandfrei horizontiert); „Zone des *Caloceras torus*" W. LANGE.

Derivatio nominis: nach dem Fundgebiet Franken.

Material: Untersucht wurden 6 freipräparierte Exemplare sowie 4 Stücke auf zwei Schillkalk-Platten; diese Platten enhalten noch weitere schlechter erhaltene, fragmentäre oder noch weitgehend im Gestein steckende Exemplare.

Diagnose: Form der Untergattung *Caloceras* mit hochovalem Windungsquerschnitt, schmaler Externseite, niedrigen Rippen und im Verlauf der Ontogenie stark abnehmender Berippungsdichte.

Beschreibung: Das Gehäuse der Art ist bereits sehr früh höher als breit. Es wächst auf den Innenwindungen langsamer an als bei den Caloceraten der *johnstoni/torus*-Gruppe. Die Berippung setzt nach einem glatten Stadium von 2 Windungen mit ca. 22—24 Rippen pro Umgang ein und verdichtet sich auf ca. 28—32 Rippen pro Umgang bei einer Nabelweite von ca. 10 mm. Dann nimmt die Berippungsdichte ständig ab bis auf ca. 22—26 Rippen bei 40—50 mm Nabelweite. Bei noch größeren Exemplaren nimmt die Rippenzahl pro Umgang wieder auf etwa 30 zu. Die Rippen sind sehr niedrig. Sie sind auf den inneren Windungen stumpf und werden auf den äußeren schärfer. Die Sutur ist wenig tief zerschlitzt, wie es für *Caloceras* typisch ist. Ihre Elemente sind auffallend niedrig (Abb. 10).

Maßtabelle

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wb	Wh/Nw	Wh/Wb	Rz	Bemerkungen
NMC Nr. 8082	60,8	38,1 (63)	12,7	10,1	0,33	1,26	24	Taf. 1, Fig. 6
NMC Nr. 9019	56,4	32,8 (58)	12,5	9,6	0,38	1,30	25	Taf. 1, Fig. 7
NMC Nr. 13156	48,0	29,2 (61)	10,3	8,8	0,35	1,17	25	—

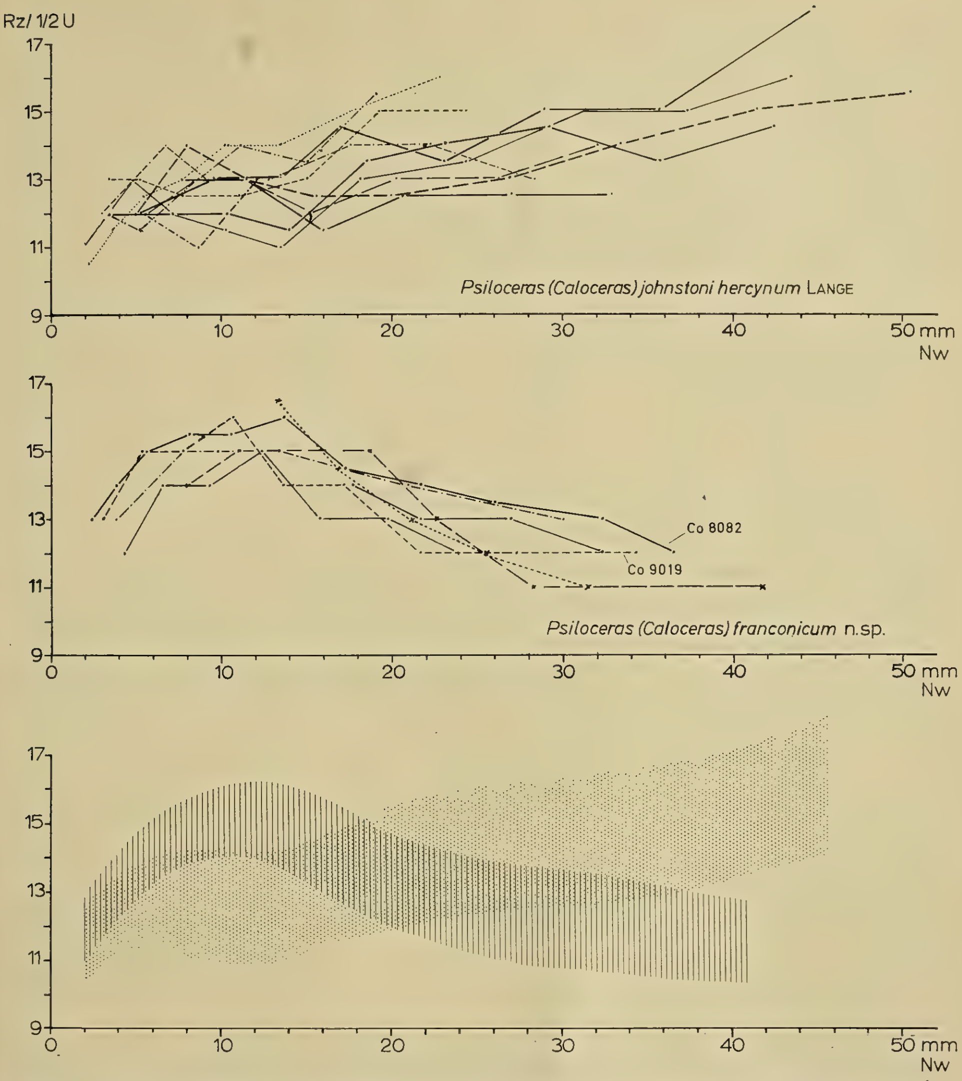


Abb. 8. Ontogenetische Entwicklung der Rippenzahl (Rz) pro halben Umgang (1/2 U) bei *Psiloceras (Caloceras) johnstoni hercynum* W. Lange (oben) und *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp. (Mitte). Unten sind beide Kurvenscharen als Rasterflächen zum besseren Vergleich übereinander gezeichnet. Co = NMC.

Unterschiede: Der hochovale Querschnitt unterscheidet die neue Art zunächst von allen Caloceraten mit rundem Querschnitt; dies ist die Mehrzahl der Arten.

Psil. (Cal.) luxemburgense Guerin-Franiatte & Muller 1979 besitzt eine viel dichtere Berippung. Die Rippenzahl pro Umgang nimmt bei dieser Form von innen nach außen gleichmäßig zu, so daß der Unterschied besonders auf den äußeren Windungen offenkundig ist.

Sehr viel ähnlicher ist *Caloceras johnstoni hercynum* W. Lange. Auch diese Form besitzt ein — allerdings weniger ausgeprägtes — Maximum der Rippenzahl auf den inneren Windungen, das deutlich früher auftritt als bei der Coburger Form, und

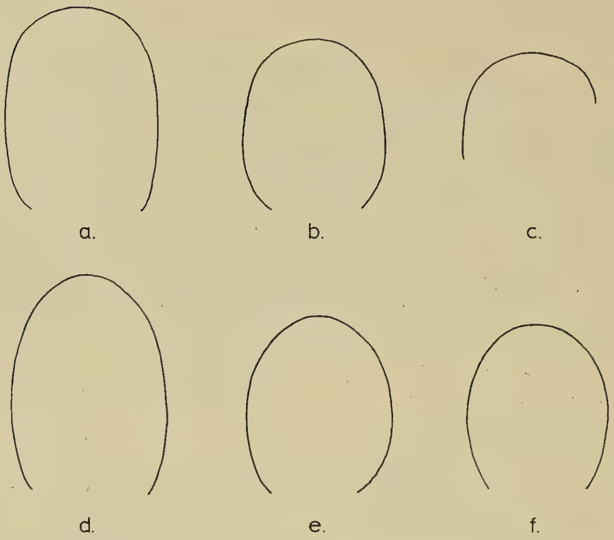


Abb. 9. Windungsquerschnitte von *Psiloceras (Caloceras) johnstoni hercynum* W. LANGE (a—c) und *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp. (d—f). Herkunft: a—c Salzgitter, d—f Kipfendorf. — x 2,2.
a. GPIG Nr. 375—86; Orig. zu W. LANGE 1941: Taf. 8, Fig. 3; b. GPIG Nr. 836—1; c. GPIG Nr. 836—2; d. NMC Nr. 9019; e. NMC Nr. 13156; f. NMC Nr. 8082, vgl. Taf. 1, Fig. 6 (Holotypus).

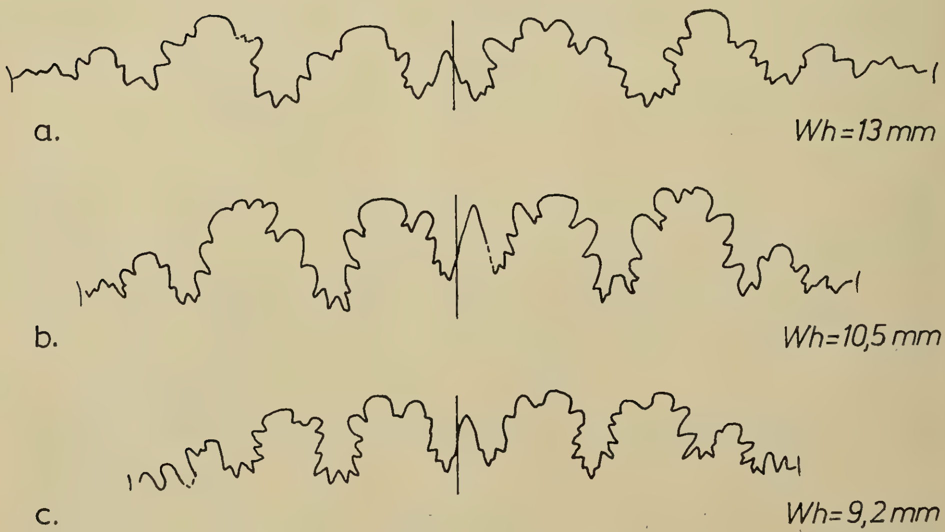


Abb. 10. Lobenlinien von *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp.; alle Tongrube Kipfendorf.
a. NMC Nr. 9019 (vgl. Taf. 1, Fig. 7); b. NMC Nr. 8082 (Holotypus, vgl. Taf. 1, Fig. 6); c. NMC Nr. 13156.

zwar umso früher, je weniger dicht die Berippung insgesamt ist (vgl. Abb. 8, oben). Bei ca. 10 mm Nabelweite, bei der die neue Form ihre höchste Rippenzahl erreicht, liegt bei *Psil. (Cal.) johnstoni hercynum* ein Minimum (24—28 Rippen). Ganz im Gegensatz zur neuen Art nimmt anschließend bei der Form von W. LANGE die Rippenzahl stetig zu. Durch die gegenläufige Bewegung der Rippenzahlen überschneiden sich die beiden Kurvenscharen (Abb. 8), so daß bei etwa 20 mm Nabelweite beinahe Übereinstimmung der Rippenzahlen eintritt. Ab etwa 35 mm Nabelweite sind beide Kurvenscharen wieder getrennt. Zur Bestimmung müssen deshalb besonders die Rippenzahlen bei 10 und 35 mm Nabelweite berücksichtigt werden. Weitere Unterschiede: Bei *Psil. (Cal.) johnstoni hercynum* ist der Querschnitt verschieden; die Externseite ist breiter gerundet, die Flanken sind flacher (vgl. Abb. 9). Außerdem sind die Rippen kräftiger, was vor allem bei Nabelweiten von 10—20 mm auffällt. Im ausgewachsenen Zustand sind die Unterschiede der Rippenausbildung weniger deutlich. Schließlich wächst die Form W. LANGES im Bereich der Innenwindungen etwas rascher an.

Eine weitere Form mit hochovalem Querschnitt ist *Psiloceras* (*Cal.*) *intermedium* (PORTLOCK). Die schmale Externseite sowie die dichte, stumpfe Berippung der Innenwindungen erinnern nicht wenig an *Psil.* (*Cal.*) *franconicum*. Jedoch nimmt bei dieser Art die Rippenzahl während der Ontogenie gleichmäßig zu (DONOVAN 1952: Abb. 2), ähnlich wie bei *Psil.* (*Cal.*) *johnstoni hercynum* W. LANGE; die ausgeprägte Abnahme der Rippenzahl fehlt.

Hochovalen Querschnitt hat auch *Psil. (Cal.) convolvulum* W. LANGE 1952, eine bislang nur aus den Alpen bekannte Form. Sie zeigt vor allem hinsichtlich des langsamen Anwachsens, des flachen Nabels und der stumpfen Rippen gute Übereinstimmung mit der fränkischen Form. Bei ihr bleibt jedoch die Rippenzahl während des Wachstums ziemlich konstant. Außerdem setzt die Berippung später ein und wachsen die innersten Windungen rascher an.

Bemerkungen: Die Form wurde vermutlich erstmals von v. SCHAUROTH (1865: 105) erwähnt. Dort heißt es unter Nr. 2320: „*Ammonites planorbis* aus unterem Liassandstein (*A. raricostatus* Dkr., dem *A. Johnstoni* am nächsten stehend). Blumenrod.“ *Ammonites raricostatus* aus feinkörnigem Sandstein erwähnt er ohne nähere Angaben sogar schon 1853: 735. Die Stücke sind verschollen.

FISCHER (1907: 6) nennt aus der „Unteren Cardinienbank“ von Kipfendorf *Ammonites psilonotus*. KRUMBECK (1939: 49) hält diese Angabe für irrtümlich. Jedoch meinte FISCHER (wie wohl auch v. SCHAUROTH) *Amm. psilonotus plicatus* QUENSTEDT, wie aus einem erhaltenen Etikett von ihm hervorgeht (vgl. auch W. LANGE 1939: 464). Schon lange wird die Unterart QUENSTEDTS zu *Caloceras* der *johnstoni*/*torus*-Gruppe gestellt (POMPECKJ 1896: 215).

W. LANGE (1939: 465) bestimmte mehrere ihm vorliegende Stücke (beschriftet „*Ammonites psilonotus plicatus*“) von Kipfendorf als *Psiloceras (Caloceras) torus*. Er bemerkt: „Sie gleichen zum Verwechseln den in gleicher Fazies vorliegenden von Salzgitter nördlich des Harzes.“ In seiner Monographie 1941 erwähnt er die Stücke nicht mehr. Die Unterschiede in der Entwicklung der Rippenzahlen kommen auch in seinen Zählungen sehr deutlich zum Ausdruck; er hat dem indessen keinen Wert beigemessen (vgl. W. LANGE 1941: 92 über Rippenzahlen). Von den Stücken, die W. LANGE vorgelegen haben, war 1974 noch eines vorhanden (Nr. 4 bei W. LANGE 1939: 465 mit 89 mm Durchmesser), jetzt ist auch dieses verschollen.

Vorkommen: Weitaus die meisten Stücke stammen von Kipfendorf; davon gehören zur Coburger Sammlung die Exemplare Nr. 8082, 9019, 9370 (Nr. 4 bei W. LANGE 1939: 465; verschollen), 13156, 13157 (in größerer Platte), 13158a und b (aufgespaltene Platte mit mehreren Exemplaren), 13163, sowie folgende verschollene Stücke ohne Nummer: 3 Abdrücke und 1 Wohnkammer (nach Etiketten), 2 freipräparierte Exemplare sowie eine Platte mit mehreren Exemplaren (Nr. 1—3 bei W. Lange 1939: 465). In der Erlanger Sammlung befindet sich von Kipfendorf das Stück Nr. N 103. Ein sicher bestimmbares, horizontiertes Stück stammt von Ebersdorf, und zwar handelt es sich um einen Abdruck an der Unterseite einer 10 cm mächtigen Sandsteinlage an der Basis des Ebersdorfer Horizonts. Das Stück wurde von Dr. med. F. Martin, Kronach, dem Anstehenden entnommen und jetzt als wichtiger stratigraphischer Beleg dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart zur Verwahrung überlassen. Der Finder besitzt noch ein weiteres, schlechter erhaltenes Lesestück von dort. Drei Wohnkammerfragmente, die aufgrund der weit stehenden Rippen ebenfalls mit großer Wahrscheinlichkeit zu der Art gehören, wurden jetzt im Ebersdorfer Horizont von Ziegelsdorf gefunden. Als mutmaßliche weitere Lokalität ist Blumenrod zu nennen nach v. Schauroth 1865: 105 (siehe oben). Eine Durchsicht von Sammlungsmaterial zeigte, daß die Art auch in der württembergischen Psilonotenbank, zusammen mit der Untergattung *Curviceras*, vorkommt.

Psiloceras (Caloceras) cf. *franconicum*

Taf. 1, Fig. 10

Aus der Sammlung Rühle von Lilienstern (Humboldt-Universität Berlin) liegt ein *Caloceras* ohne Fundortangabe vor (Nr. MB.-C. 544), das der Erhaltung nach ebenfalls von Kipfendorf stammt (die Sammlung umfaßt fränkisches Material). Das Stück entspricht in den Grundzügen der Art s. str. Die Zunahme der Rippenzahl am Anfang und die Abnahme danach ist noch stärker ausgeprägt als bei der Art s. str., das Maximum liegt aber im gleichen Bereich. Im Unterschied zur Art s. str. ist die Berippung insgesamt dichter, die Rippen sind schärfer. Möglicherweise handelt es sich nur um eine Extremform.

Maßtabelle (Maße der Windungen von außen nach innen)

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wb	Wh/NW	Wb/Wh	Bemerkungen
MNHB Nr.	53,5	30,5 (57)	12,5	9,5	0,41	0,76	Taf. 1, Fig. 9
MB.-C. 544	—	24,4	10,7	8,6	0,44	0,80	
	—	15,4	6,6	6,2	0,43	0,94	
	—	8,3	4,6	4,5	0,55	0,98	
	—	3,8	2,6	2,8	0,68	1,08	

Die Zahl der Rippen pro halben Umgang sind von außen nach innen (ohne die Abschnitte auf dem weggebrochenen und verlorenen Teil): 15, 16, 19, 18, 13.

Auf eine Wiedergabe der sehr gut erhaltenen Sutur wird verzichtet, da sie mit der Art s. str. im Charakter völlig übereinstimmt.

Psiloceras (Curviceras) ex gr. *harpoptychum* Holland

Taf. 2, Fig. 1—5; Abb. 11 a—g

1907 *Ammonites angulatus.* — Fischer, S. 6.
1939 *Psiloceras (Waehneroceras) harpoptychum* Holland. — W. Lange, S. 465—466.
? 1939 *Psiloceras (Waehneroceras) harpoptychum ornatum* W. Lange. — W. Lange, S. 466.
? 1939 *Psiloceras (Waehneroceras) helmstedtense* Jüngst. — W. Lange, S. 466.
? 1976 *Psiloceras convolutum* Lange. — Zeiss, S. 263.
1976 *Psiloceras torus stenogaster* Lange. — Zeiss, S. 263.

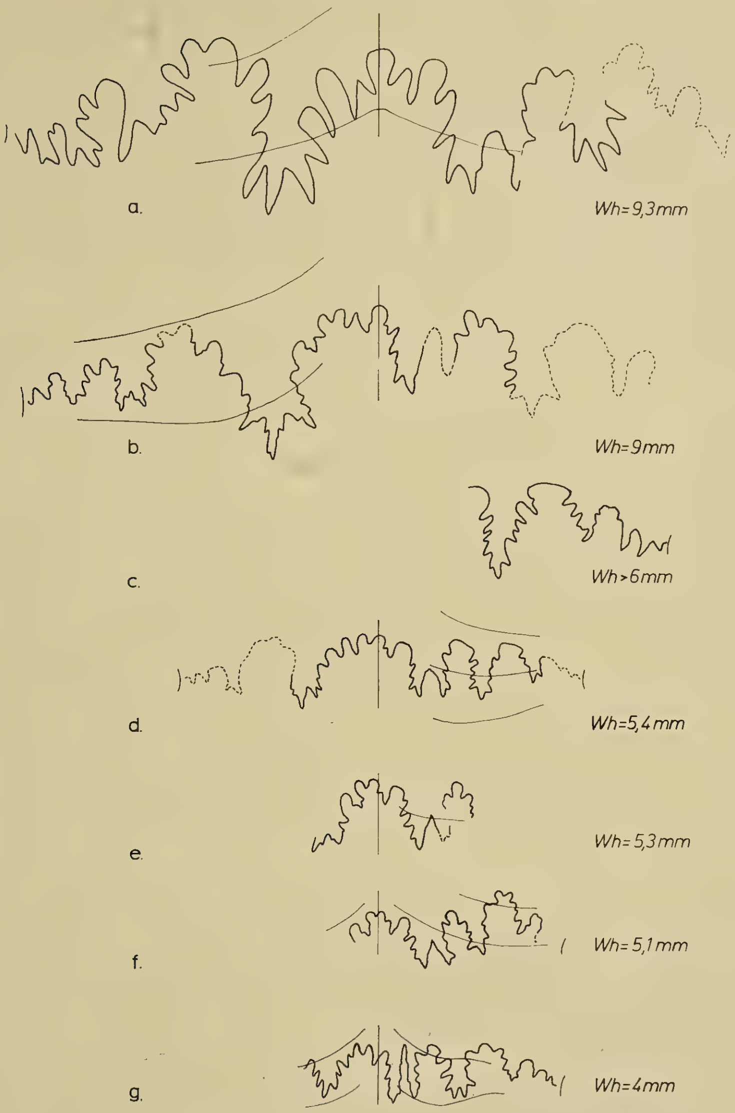


Abb. 11. Lobenlinien von *Psiloceras (Curviceras)* ex gr. *harpoptychum* HOLLAND, alle Tongrube Kipfendorf.
a. NMC Nr. 13159 (vgl. Taf. 2, Fig. 3), seitenverkehrt gezeichnet; b. IPE Nr. N 104 (vgl. Taf. 2, Fig. 1); c, d. NMC Nr. 13160 (vgl. Taf. 2, Fig. 2); e, f. NMC Nr. 13161 (vgl. Taf. 2, Fig. 5); g. NMC Nr. 13162 (vgl. Taf. 2, Fig. 4).

Es werden hier fünf vorliegende Exemplare (NMC 13159—13162; IPE Nr. N 104) von Kipfendorf (Ebersdorfer oder Kipfendorfer Horizont) sowie ein sehr schlecht erhaltener Neufund von Großheirath (Ebersdorfer Horizont) zusammengefaßt. Die von W. LANGE beschriebenen Stücke aus der Coburger Sammlung sind verschollen. Dies gilt wahrscheinlich auch für das Material von FISCHER; die jetzt bearbeiteten Stücke der Coburger Sammlung tragen die Jahreszahl 1908; sie sind mit „*Ammonites angulatus*“ beschriftet. Als Fundhorizont ist „jlu 7“ vermerkt. Hierher wird auch ein Abdruck in feinkörnigem Sandstein von Sonnefeld gestellt, der in der Sammlung der Humboldt-Universität Berlin aufbewahrt wird (Nr. MB.-C. 549; leg. BEYRICH 1858).

Gemeinsam ist allen vorliegenden Exemplaren ein hochovaler Windungsquerschnitt mit relativ schmal gerundeter, jedoch nicht gekanteter Externseite. Die Rippen sind mäßig kräftig und mäßig scharf, sie verlaufen sichelförmig, bei einem Exemplar (Nr. 13162; Taf. 2, Fig. 4) S-förmig über die Flanken und wenden sich außen kräftig nach vorne. Sie erlöschen vor Erreichen der Externseite oder ziehen allenfalls sehr abgeschwächt über die Externseite. Gemeinsam ist allen Exemplaren zudem die nur mäßig dichte Berippung ab den innersten Windungen.

Maßtabelle

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wh/Nw	Rz/2	Bemerkungen
IPE Nr. N 104	28,2	12,7 (45)	8,7	0,69	13 (13, 11, 11)	Taf. 2, Fig. 1
NMC Nr. 13160	20,1	8,8 (44)	6,5	0,74	14 (13, 12, 11)	Taf. 2, Fig. 2
NMC Nr. 13162	15,1	6,7 (44)	5,2	0,80	14 (13, 11, 8)	Taf. 2, Fig. 4
NMC Nr. 13161	14,6	5,6 (38)	5,0	0,90	13 (12, 11, 9)	Taf. 2, Fig. 5

Die relative Nabelweite ist bei fast allen Exemplaren ähnlich, lediglich bei Nr. 13161 ist sie geringer.

Die Lobenlinie ist, wie sehr häufig bei *Psiloceras,* stark asymmetrisch. Sie ist wenig tief zerschlitzt, die Sättel sind ziemlich breit. Diese Lobenlinie spricht für die Untergattung *Curviceras,* auch wenn die Rippen nicht so deutlich über die Externseite ziehen wie bei typischen Vertretern von *Curviceras.* Lediglich bei dem Fragment Nr. 13159 (Taf. 2, Fig. 3) ist die Zerschlitzung tiefer; es weicht morphologisch jedoch von den übrigen nicht ab. Auch W. LANGE berichtet bei zwei der von ihm untersuchten Stücke von tieferer Zerschlitzung. Ob es sich dabei um individuelle Abweichungen handelt, läßt sich ohne mehr und besseres Material nicht entscheiden. Bei den meisten Exemplaren sind Lateral- und Externsattel annähernd gleich hoch.

Vergleiche: *Psiloceras (Curviceras) helmstedtense* JÜNGST 1928 hat schärfere und höhere Rippen, wesentlich dichter berippte Innenwindungen, eine gekantete Externseite, und außerdem ziehen bei dieser Art die Rippen in der Regel über die Externseite hinweg. Schließlich zeichnet sich diese Form durch extrem niedrige und breite Loben und Sättel aus (JÜNGST 1928: Taf. 2, Fig. 3).

Bei *Psiloceras (Curviceras) subangulare* (QUENSTEDT) ziehen die Rippen im Gegensatz zu vorliegender Form kaum abgeschwächt über die Externseite, außerdem sind die Innenwindungen dicht berippt. Zudem sind die Flanken flacher, der Querschnitt ist mehr hochrechteckig.

Große Ähnlichkeit im Adultstadium weist *Psil. (Curv.) engonium* W. LANGE auf, von welcher Art Material vom Großen Haßberg vorliegt (BLOOS 1979). Querschnitt, mäßig dichte Berippung und die meist starke Abschwächung der Rippen gegen die Externseite sind gemeinsame Merkmale. Es bestehen folgende Unterschiede: Die Innenwindungen sind bei *Psil. (Curv.) engonium* wesentlich dichter berippt, außerdem sind die Elemente der Lobenlinie viel niedriger, und die Loben sind im Verhältnis zu den Sätteln erheblich breiter als bei vorliegender Form.

Die nahezu glatte Externseite legt den Vergleich mit *Psil. (Curv.) harpoptychum* HOLLAND 1900 nahe (diese Art gehört übrigens trotz ihrer relativen Großwüchsigkeit aufgrund der Lobenlinie zu *Curviceras* und nicht zu *Storthoceras* W. LANGE). Die Art HOLLANDS wächst in typischen Exemplaren im Bereich der Innenwindungen wesentlich rascher an, hat flachere Flanken und eine weniger dichte, schwächer ausgebildete Berippung.

Es gibt eine bisher nicht näher beschriebene Form in Württemberg, die zusammen mit *Psiloceras harpoptychum* vorkommt und die der vorliegenden sehr stark ähnelt. Von dieser hat Holland (1900) Exemplare teils zu *Psil. harpoptychum*, teils zu *Psil. subangulare* gestellt. Morphologisch besteht kaum ein Unterschied zur fränkischen Form, lediglich scheinen die Rippen generell etwas schwächer. Außerdem bestehen Unterschiede in der Lobenlinie.

Mit *Psiloceras (Caloceras) torus stenogastor* W. Lange (Zeiss 1976: 263; vgl. Taf. 2, Fig. 1 vorliegender Arbeit) hat die hier behandelte Form lediglich die schmale Externseite gemeinsam. Berippung und Querschnitt sind jedoch ganz verschieden. Das von Zeiss (1976: 263) als „*Psiloceras convolutum* Lange" [= *Psil. (Caloceras) convolutum* W. Lange] bestimmte Stück aus Kipfendorf ist ein kleines Fragment einer Flanke mit 4 Rippen, die mäßig dicht stehen und nach vorne geschwungen sind. Vermutlich ist es ein größeres Exemplar der vorliegenden Gruppe.

Psiloceras (Curviceras) sp.
Taf. 2, Fig. 6; Abb. 12

Im Ebersdorfer Horizont von Großheirath fand sich ein *Curviceras* mit auffallend weitstehenden, flachen Rippen. Die Lobenlinie ist sehr einfach, die Loben und Sättel sind extrem niedrig und breit. Das Stück ist flachgedrückt; ob die Rippen über die Externseite ziehen, ist nicht erkennbar. Bei einem anderen, noch schlechter erhaltenen Exemplar sowie einem Fragment, beide ebenfalls von Großheirath, läßt sich das Übersetzen der Rippen über die Externseite jedoch erkennen. Eine genauere Bestimmung war nicht möglich.

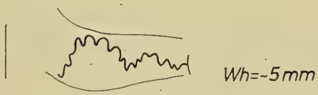


Abb. 12. Lobenlinie von *Psiloceras (Curviceras)* sp., Tongrube Großheirath (vgl. Taf. 2, Fig. 6). — SMNS Nr. 26286.

Vergleich: Mit der vorliegenden Form läßt sich am ehesten *Psiloceras (Curviceras) capraibex* Pompeckj 1896, Taf. 7, Fig. 6 vergleichen. Bei dieser Art sind die Rippen jedoch noch flacher und stehen noch weiter; die Lobenlinie ist aber ähnlich.

Das der Art *Psil. (Curv.) capraibex* zugrundeliegende Exemplar soll nach Pompeckj (1893: 221) aus dem Arietenkalk von Jettenburg bei Tübingen stammen. Das Etikett des aus Quenstedts Zeit stammenden Stücks trägt jedoch nicht den Vermerk „Arietenkalk", sondern nur „Jettenburg, Lindenbach". Auf die Fundschicht hat Pompeckj wohl aufgrund des einbettenden grobspätigen Schillkalks geschlossen. Nun enthält dieser Kalk jedoch Grobsand und viel Glaukonit, ein eindeutiges Indiz für Psilonotenbank in dieser Gegend. Im übrigen befinden sich weitere Stücke der Art aus derselben Bank von anderen Lokalitäten Württembergs im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart.

Psiloceras (Curviceras) sp. indet.
Taf. 2, Fig. 7—10; Abb. 13

Aus dem Ebersdorfer Horizont liegt eine Anzahl (6) äußerst dicht berippter Psiloceraten der Untergattung *Curviceras* Blind vor, und zwar von Ziegelsdorf und Großheirath (SMNS Nr. 26287, 26288/1 u. 2, 26289—26291). Es sind durchweg Jugendexemplare. Allen gemeinsam ist ein sehr früher Beginn der Berippung, die extrem dicht einsetzt (34—40 Rippen bei 4—5 mm Nabelweite = ca. 10 mm Durchmesser). Die Rippen sind scharf und niedrig. Der Rippenverlauf ist wechselnd stark S-Förmig. Bei den meisten Exemplaren klingen die Rippen extern aus, der Medianbereich bleibt glatt. Lediglich bei einem Stück von Ziegelsdorf (Nr. 26290; Taf. 2, Fig. 10) ziehen die Rippen fast ohne Abschwächung über die Externseite; bei diesem Exemplar fallen Unregelmäßigkeiten der Rippenabstände und stellenweise auch der Rippenstärke auf. Noch wesentlich unregelmäßiger ist die Berippung bei einem Stück von Großheirath (Nr. 26289; Taf. 2, Fig. 9); sie schwächt sich auf dem letzten Umgang so stark ab, daß dieser Umgang fast glatt erscheint. Möglicherweise handelt es sich um eine Abnormität. Das Stück weicht auch durch einen weiteren Nabel und eine breiter gerundete (glatte) Externseite von den übrigen Stücken ab, die schmäleren, hochovalen Querschnitt zeigen.

Maßtabelle

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wh/Nw	Rz/2	Bemerkungen
SMNS 26289	21,4	9,6 (45)	6,3	0,66	—	Taf. 2, Fig. 9
SMNS 26289	17,6	7,0 (40)	6,0	0,78	—	Taf. 2, Fig. 9
SMNS 26287	17,0	6,5 (38)	5,6	0,86	16 (19, 21)	Taf. 2, Fig. 7
SMNS 26290	13,5	5,2 (39)	4,5	0,87	19 (ca. 20)	Taf. 2, Fig. 10
SMNS 26288/2	—	4,0	4,0	1,00	15 (17, 19)	—
SMNS 26288/1	—	3,9	4,3	1,10	17 (17, 17)	Taf. 2, Fig. 8

Bei fast allen Stücken ist der Phragmokon infolge Entkalkung des Gesteins nur als limonitischer Mulm erhalten. Bei den meisten Stücken wurde der Mulm entfernt und der Abdruck mit Silikonkautschuk ausgegossen. Lediglich bei dem schwach berippten Exemplar (Taf. 2, Fig. 9) ist die Lobenlinie erhalten (Abb. 13). Sie ist asymmetrisch, sehr einfach und wenig tief zerschlitzt, die Loben und Sättel sind auffallend niedrig. Die Sättel sind wesentlich breiter als die Loben, außerdem sind Lateral- und Externsattel etwa gleich hoch.

Vergleiche: Unregelmäßige Berippung kommt bei der Untergattung *Curviceras* sonst nicht vor. Für die beiden entsprechenden Exemplare (Nr. 26289, 26290) fanden sich deshalb keine vergleichbaren Formen anderswo. Dichte, regelmäßige Berippung der innersten Windungen sind bezeichnend für *Psil. (Curv.) subangulare* (Quenstedt) und *Psil. (Curv.) curvicorne* W. Lange. Bei ersterer Art setzt die Berippung später ein, sie ist außerdem weniger fein und nicht so stark geschwungen. Genauere Untersuchungen an größerem Material stehen noch aus. Dieselbe dichte, feine Berippung hat lediglich *Psil. (Curv.) curvicorne*; dessen Lobenlinie (W. Lange 1952: Abb. 30) ist auch ziemlich ähnlich. Die Art ist bisher nur aus den Alpen bekannt. Solange kein vollständiger erhaltenes und vor allem adultes Material der fränkischen Formgruppe vorliegt, sind Vergleiche schwierig, ja es läßt sich nicht einmal sicher feststellen, ob es sich um mehrere Arten handelt.

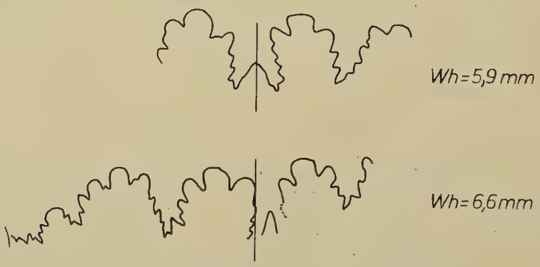


Abb. 13. Lobenlinie von *Psiloceras (Curviceras)* sp. indet., Tongrube Großheirath (vgl. Taf. 2, Fig. 9). — SMNS Nr. 26289.

Weitere Hinweise auf *Curviceras*

In der Literatur finden sich verstreut Ammoniten erwähnt, bei denen es sich möglicherweise um *Curviceras* handelt. Sie sollen hier der Vollständigkeit halber wenigstens kurz angeführt werden. Sämtliche Stücke sind verschollen.

1832 erwähnt BERGER (S. 26) von Großheirath/Buchenrod „*Ammonites costulatus*“, der der genannten Erhaltung und den Verhältnissen in dem Gebiet nach aus dem Ebersdorfer Horizont stammen könnte. Unter den Ammoniten dieses Horizonts entspricht *Curviceras* am ehesten der Bestimmung BERGERS (nach SCHLOTHEIM 1820: 78).

1864 nennt GÜMBEL (S. 232) in seinem Profil vom Krappenberg in Schicht 1 „*Ammonites angulatus*“. Daß wirklich eine *Schlotheimia* vorlag, ist wenig wahrscheinlich. Im letzten Jahrhundert wurden Ammoniten des Hettangiums mit nach vorn geschwungenen Rippen gemeinhin als *Ammonites angulatus* bestimmt. Aus dem tieferen Hettangium waren dies häufig Vertreter der Untergattung *Curviceras*, wie das oben bereits erwähnte Beispiel FISCHER 1907 zeigt. Das Fundniveau auf dem Krappenberg liegt sicher tiefer als der Ebersdorfer Horizont.

Ebenfalls vom Krappenberg erwähnt ABEND (1937: 11) eine *Schlotheimia angulata.* Wenn das Lesestück aus dort anstehenden Schichten stammt, könnte es ebenfalls hierher gehören, denn höhere Schichten fehlen auf dem Krappenberg-Plateau.

1924 gibt RÜGER in seinem Profil von Sassendorf in Schicht 10, die im Bereich des Ebersdorfer Horizonts liegt, *Schlotheimia angulata* an (RÜGER 1924: 148). Auch hierbei könnte es sich um *Curviceras* gehandelt haben.

Storthoceras (Megastomoceras) sp.

Taf. 2, Fig. 11, 12

? 1924 *Psiloceras brandesi.* — W. LANGE, S. 193.

Aus dem Ebersdorfer Horizont liegen von Ziegelsdorf drei mehr oder minder verdrückte Wohnkammerfragmente vor, außerdem ein verdrücktes Exemplar von Großheirath. W. LANGE (1924: 193) erwähnt ein als *Psiloceras brandesi* bestimmtes Stück von Ebersdorf ohne nähere Angaben, das möglicherweise hierher gehört; über seinen Verbleib ist nichts bekannt, es wird in LANGE 1941 nicht mehr erwähnt.

Bei dem Taf. 2, Fig. 11 abgebildeten Stück (SMNS Nr. 26292/1) sind auch noch Reste der Innenwindungen im Abdruck erhalten. Nach dem nur wenig deformierten Exemplar Nr. 26292/3 ist der Querschnitt hochoval. Die Rippen stehen mäßig weit, sie verlaufen S-förmig über die Flanken. Sie sind nahe der Flankenmitte am höchsten und klingen gegen die Externseite unter Verbreiterung und starker Vorbiegung aus. Auch die Rippen der Innenwindungen sind auffallend stumpf. Da die Externseite der Innenwindungen nicht bekannt ist, könnte auch *Saxoceras* vorliegen. *Saxoceras* ist bis jetzt allerdings noch nie so tief gefunden worden. Über die Lobenlinie ist nichts bekannt.

Vergleiche: Bei der wenig guten Erhaltung sind Vergleiche schwierig. Ausschließen lassen sich alle Vertreter der Untergattung *Megastomoceras* W. LANGE mit dicht stehenden, scharfen Rippen auf den Innenwindungen. Vergleichbare Innenwindungen hat lediglich *Storthoceras (Megastomoceras) brandesi* aus der *schroederi*-Subzone von Göttingen (W. LANGE 1941: Taf. 5, Fig. 4—6). Diese Form wächst jedoch schneller an und dürfte einen wesentlich breiteren Querschnitt haben. Die Berippung ist bei *St. (M.) brandesi* dichter, außerdem verlaufen die Rippen steifer über die Flanken. Sie biegen erst nahe der Externseite und nicht schon nahe der

Flankenmitte nach vorn und schwächen sich oberhalb der Flankenmitte nicht so stark ab. Die Megastomoceraten der württembergischen Psilonotenbank sind ausgesprochen großwüchsig; auch sie besitzen eine dichtere und mehr radial verlaufende Berippung.

Bemerkung: *Stortboceras* und *Megastomoceras* werden hier in der Definition des Autors dieser Namen (W. LANGE 1941) verwendet. Die Revision durch BLIND (1963) erscheint nicht ausreichend begründet und steht zum Teil im Widerspruch zum Typusmaterial.

Biostratigraphische Stellung

Die Ammonitenfauna im betrachteten Ebersdorfer bis Kipfendorfer Horizont zeigt deutlich eigenständige Züge. Lediglich in der württembergischen Psilonotenbank finden sich für einzelne Formen Entprechungen.

Der Horizont ist zwischen sicher belegter *planorbis*-Subzone im Liegenden und ebenso sicher belegter *hagenowi*-Subzone im Hangenden gelegen. Er gehört gewiß nicht zur *planorbis*-Subzone, und die Zugehörigkeit zur *hagenowi*-Subzone ist unwahrscheinlich, da das Leitfossil nicht gefunden wurde. Die Hauptmasse der Funde gehört den Untergattungen *Caloceras* und *Curviceras* an, die auch in Württemberg und in NW-Deutschland den biostratigraphischen Horizont zwischen den beiden genannten Subzonen charakterisieren. Dieser Horizont wird von W. LANGE (1941) „Zone des *Caloceras torus*", sonst im neueren deutschen Schrifttum „*johnstoni*-Subzone" genannt. Die Benennung ist fragwürdig, da es sich wahrscheinlich nicht um den gleichen stratigraphischen Bereich handelt wie bei der *johnstoni*-Subzone in England; dies soll hier jedoch nicht diskutiert werden. Es handelt sich in Oberfranken ganz offensichtlich um einen etwas anderen Ausschnitt dieses stratigraphischen Bereichs als in Württemberg und in NW-Deutschland, die übrigens auch voneinander verschieden sind, wie schon W. LANGE (1925) deutlich gesehen hat. Selbst in NW-Deutschland hat W. LANGE Unterschiede zwischen dem westlichen und dem östlichen Teil gefunden (1925: 455—456). In welchem stratigraphischen Verhältnis diese verschiedenen Ausschnitte zueinander stehen, ist bisher nicht bekannt.

3.5. Sassendorfer Horizont

Aus den überwiegend tonigen Schichten zwischen Ebersdorfer bzw. Kipfendorfer Horizont und Sassendorfer Horizont liegen keine gesicherten Ammonitenfunde vor.

Aus dem Sassendorfer Horizont sind Schlotheimien, Arietitiden und die Gattung *Psilophyllites* bekannt. O. KUHN (1934b; 1935) war der Ansicht, daß all diese Formen aus derselben Zeit stammen. Horizontierte Funde lagen ihm allerdings nur von den Schlotheimien und den Arietitiden vor, und diese kommen auch in Württemberg zusammen vor. Bei *Psilophyllites* ist das jedoch nicht der Fall. Die *hagenowi*-Subzone bildet in den nordwestlichen Haßbergen (BLOOS 1979) einen eigenen Horizont wenig unterhalb der Angulata-Zone. Nach einem nicht umgelagerten *Psilophyllites hagenowi* in feinkörnigem Sandstein von Altenstein (Sammlung in Bochum; s. BLOOS 1979: 10) ist dies auch noch in den östlichen Haßbergen der Fall. Weiter nach Osten jedoch kommt die Angulata-Zone direkt auf die *hagenowi*-Subzone zu liegen, umgelagerte *Psilophyllites hagenowi* finden sich deshalb an der Basis der Angulata-Zone (Illenschwang im Hesselberggebiet: JAHNEL 1970: 11). Selbst wenn es zu keiner Aufarbeitung kam, ist bei Lesefunden (Rothof bei Bamberg) eine Faunenvermischung (z. B. durch Pflügen) angesichts des geringen stratigraphischen Abstands ganz natürlich. Es war wiederum KRUMBECK, der den Leitwert der Ammoniten wirklich ernst genommen hat und den Fund von *Psilophyl-*

lites langei O. KUHN (1935) vom Rothof als Beleg für den „vermutlich obersten Teil der *Psiloceras*-Stufe" gewertet hat (briefl. Mitt. in W. LANGE 1941: 37 und 55).

KRUMBECK ist jetzt bestätigt worden. Der einzige sicher horizontierte Fund von *Psilophyllites* stammt aus der Oberbrunner Bank (s. Kap. 2.5.). Sämtliche sicher horizontierten Schlotheimien stammen aus den Schichten ab der Oberbrunner Bank; nie ist im anstehenden Oberen Sassendorfer Horizont *Psilophyllites hagenowi* gefunden worden. Dies legt den Schluß nahe, daß *Psilophyllites* tatsächlich auf den Unteren Sassendorfer Horizont und (umgelagert) die Oberbrunner Bank beschränkt ist, und mithin *Psilophyllites* und *Schlotheimia* getrennte Horizonte einhalten oder allenfalls eine sekundäre Mischung durch Aufarbeitung besteht.

Das Stück in der Oberbrunner Bank von Oberbrunn ist in einer Sandsteinkonkretion umgelagert, gehört deshalb eigentlich nicht dieser Bank an. Ammoniten aus der Zeit der Bankbildung sind bisher nicht sicher bekannt. Für die Zeit der Bankbildung steht der Abschnitt von der *hagenowi*- bis zur *complanata*-Subzone zur Verfügung. Die Tone darüber dürften — nach Tongeröllen mit Schlotheimien umgelagert im basalen Sandstein des Oberen Sassendorfer Horizonts von Sassendorf — schon der *complanata*-Subzone angehören. Da man weithin in Süddeutschland an der Basis der Angulata-Zone starke Aufarbeitung findet, scheint es nicht ausgeschlossen, daß die Bank die Basis der Schlotheimienschichten bildet.

O. KUHN (1934b: 12) erwähnt in seiner Schicht 13, die etwas unterhalb der (dort nicht genannten) Oberbrunner Bank liegt, *Schlotheimia angulata.* (Die Oberbrunner Bank ist wohl deshalb nicht genannt, weil sie in dem Profil zu einem rostigen Mulm verwittert ist.) Möglicherweise handelt es sich um ein Zitat aus RÜGER, der von Sassendorf (RÜGER 1924: 148) ebenfalls einen „weißlichen Sandstein mit zahlreichen Cardinien und *Schlotheimia angulata*" (Schicht 10) anführt. Diese Schicht liegt im Profil wesentlich tiefer (Ebersdorfer Horizont; siehe oben unter „Weitere Hinweise auf *Curviceras*"). Als Beleg für *Schlotheimia* im Unteren Sassendorfer Horizont kann diese Erwähnung jedenfalls nicht gelten.

Mit den Ammonitenfunden im Sassendorfer Horizont ist erstmals in Oberfranken die Grenze Psiloceraten-/Schlotheimienschichten paläontologisch belegt, d. h. ihre mögliche Lage auf 0,5 m eingeengt. Sie liegt damit viel höher als bisher angenommen. Bei Bamberg suchte man sie in der Nähe der Sohlbank; lediglich KRUMBECK (in W. LANGE 1941 und nachgelassene Profilserie) hat ihre hohe Lage schon erkannt.

3.5.1. Unterer Sassendorfer Horizont

Psilophyllites hagenowi (DUNKER)
Taf. 2, Fig. 13, 15, 16; Abb. 14, a, c

1935	*Psilophyllites langei* O. KUHN, S. 13—14, Taf. 1, Fig. 1.
1941	?*Neophyllites langei.* — W. LANGE, S. 55.
1970	*Psilophyllites hagenowi* (DUNKER). — JAHNEL, S. 11, Taf. 1, Fig. 2.
1979	*Psilophyllites hagenowi.* — BLOOS, S. 10.

Die Art ist in Franken selten. Eine Anzahl horizontierter Stücke vom großen Haßberg ist in BLOOS (1979: 23—25, Abb. 5, Taf. 1, Fig. 1—3) dargestellt worden. Zwei weitere Stücke werden hier nur abgebildet (Taf. 2, Fig. 13 und 15); sie erscheinen so typisch für die Art, daß sich eine nähere Beschreibung erübrigen dürfte. Das eine stammt von Illenschwang im Hesselberggebiet (Original zu JAHNEL 1970; Phragmokon kalzitisch, Wohnkammer konkretionär erhalten), das andere von Altenstein, ca. 19 km SW von Coburg (BLOOS 1979: 10; Abdruck).

Auf ein weiteres Stück muß indessen näher eingegangen werden (Taf. 2, Fig. 16). Es ist ein Lesefund vom Lias-Plateau beim ehemaligen Rothof W Bamberg (BSM Nr.

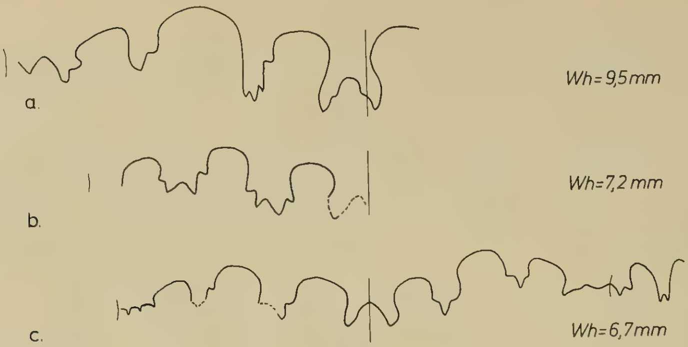


Abb. 14. Lobenlinien von *Psilophyllites* in Franken.
a. *Psilophyllites hagenowi* (Dunker), Illenschwang (Hesselberggebiet). Orig. zu Jahnel 1970: Taf. 1, Fig. 2 (vgl. Taf. 2, Fig. 13 vorliegender Arbeit). — BSM Nr. 1970 II 4.
b. *Psilophyllites* sp., Oberbrunn, umgelagert in Oberbrunner Bank (vgl. Taf. 2, Fig. 14). — IPE Nr. N 101.
c. *Psilophyllites hagenowi* (Dunker), Rothof bei Bamberg. Orig. zu O. Kuhn 1935: Taf. 1, Fig. 1 (Holotypus zu *Psilophyllites langei* O. Kuhn; vgl. Taf. 2, Fig. 16 vorliegender Arbeit). — BSM Nr. 1934 I 17.

1934 I 17). Ein weiteres, kleines und schlecht erhaltenes Stück von dort liegt in der Bamberger Sammlung. Krumbeck (in W. Lange 1941: 37) hat noch weiteres Material gefunden, über dessen Verbleib nichts bekannt ist.

O. Kuhn (1935) hat das genannte Stück als neue Art *Psilophyllites langei* vorgestellt. Er gibt folgende Gründe für die artliche Abtrennung von *Ps. hagenowi* an: 1. Bei der Sutur sind die Loben breiter, die Sättel schmäler. 2. Der Externlobus überragt den Seitenlobus nur wenig. 3. Das Stück ist stratigraphisch viel jünger.

Das dritte Argument wurde bereits eingangs des Kapitels entkräftet. Die beiden anderen mögen 1935 noch stichhaltig gewesen sein. Nach der Monographie von W. Lange (1941) liegt das Stück aber innerhalb der Variationsbreite von *Ps. hagenowi.* Als vergleichbare Suturen hinsichtlich breiter Loben seien genannt in W. Lange 1941: Abb. 40, 48, 56; hinsichtlich Relation Externlobus—Seitenlobus: Abb. 50, 53, 56. Eine Zuordnung des Stücks zu *Neophyllites* (W. Lange 1941: 55) ist völlig auszuschließen, denn der Externsattel ist ungekerbt, außerdem überragt der Externlobus die Lateralloben deutlich und ist zudem birnenförmig ausgebaucht.

Maßtabelle

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wh/Nw	Bemerkungen
BSM 1970 II 4	36,0	16,7 (46)	10,4	0,62	Taf. 2, Fig. 13
BSM 1934 I 17	30,5	14,8 (49)	6,0	0,57	Taf. 2, Fig. 16

Der einzige bei früherer Kenntnis diskutable Unterschied zu *Ps. hagenowi* ist bei O. Kuhn nicht erwähnt, nämlich das sehr langsame Anwachsen seines Exemplars. Der Wert des Verhältnisses Windungshöhe/Nabelweite liegt mit 0,57 unter allen aus der Tabelle in W. Lange (1941: 65) errechenbaren (0,61 und mehr). Indessen wurde in Württemberg eine ganze Anzahl gleich weitnabeliger Stücke gefunden, von denen es Übergänge bis zu rasch anwachsenden Exemplaren gibt. Zu Recht haben auch Guerin-Franiatte & Muller (1978) Stücke unterschiedlicher Nabelweite artlich nicht getrennt. Die auf Abschnitten des Gehäuses in Erscheinung tretende schwache, unregelmäßige Flankenskulptur kann ebenfalls nicht als Artmerkmal herangezogen werden, denn sie kommt auch sonst bei *Ps. hagenowi* gelegentlich vor.

Erhaltung: Einige Anmerkungen zur Erhaltung des beschriebenen Stücks vom Rothof scheinen noch angebracht. Leider ist vom einbettenden Sediment nicht mehr viel vorhanden. Das Exemplar liegt in einem graugelben Sandstein mit limonitischen Fossilresten. Das Handstück ist von Schlagflächen begrenzt; lediglich auf einer Seite ist eine ursprüngliche Oberfläche erhalten, die aufgrund ihrer flachen Wölbung und ihrer dunklen, matt glänzenden Färbung auf eine umgelagerte Konkretion hinweisen könnte. Von dem Stück selber sind Teile der Innenwindungen nur als Abdruck erhalten. Die noch vorhandenen Abschnitte des Phragmokons liegen als oxydierter Pyritsteinkern vor. Die Lobenlinien sind gut erhalten. Die Wohnkammer (ca. 1/4 Umgang erhalten) ist von Sandstein erfüllt.

Psilophyllites sp.

Taf. 2, Fig. 14; Abb. 14b

1976 *Neophyllites* sp., cf. *langei* (O. KUHN). — ZEISS, S. 264.
1981 *Psilophyllites hagenowi.* — BLOOS, Abb. 4.

Das vorliegende, noch nicht eingehender publizierte Stück (IPE Nr. N 101) stammt aus dem Steinbruch SW Oberbrunn, laut Etikett aus der „unteren Geröllbank“. Es ist in einer Sandsteinkonkrekation eingeschlossen, deren Oberfläche die Wohnkammer schräg abschneidet. Die Konkretion steckt mit weiteren umgelagerten Sandsteinkonkretionen in einem Handstück, dessen Matrix ein braun verwitterter Kalksandstein mit Fossilresten ist. Dieser dicht mit Konkretionen erfüllte Horizont ist ohne weiteres als Oberbrunner Bank zu identifizieren. Da das Stück aus dem Unteren Sassendorfer Horizont umgelagert ist, gehört es diesem stratigraphisch zu.

Das Exemplar ist ein Sandsteinkern. Die innersten Windungen sind nicht erhalten. Die Lobenlinien sind auf dem letzten Viertel des Phragmokons erhalten, allerdings nicht optimal. Die Sättel sind im Vergleich zu den Loben auffallend schmal, der Externlobus überragt den Laterallobus nur sehr wenig. Der Windungsquerschnitt ist sehr schmal, möglicherweise mitbedingt durch Sedimentsetzung.

Maßtabelle

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wh/Nw	Bemerkungen
IPE Nr. 101	24,8	10,8 (44)	8,4	0,77	Taf. 2, Fig. 14

Für die Entscheidung, ob *Psilophyllites* oder *Neophyllites* vorliegt, ist in erster Linie die Sutur maßgebend. Diese Entscheidung ist auf den ersten Blick nicht so klar wie bei dem *Ps. hagenowi* vom Rothof. Folgende Argumente sprechen jedoch für *Psilophyllites*: 1. Bei *Neophyllites* überragt der Externlobus den Laterallobus nicht, es ist vielmehr umgekehrt; er kommt ihm höchstens gleich. 2. Der Externlobus zeigt beim vorliegenden Stück die für *Psilophyllites* typische birnenförmige Ausbauchung. 3. Der Externsattel ist ungekerbt, während er bei *Neophyllites* fast immer wenigstens schwach gekerbt ist.

Das Exemplar entfernt sich so stark von *Ps. hagenowi*, daß es hier gesondert in offener Nomenklatur dargestellt wird. Zum einen sind die Loben breiter als die benachbarten Sättel, was selbst bei Varianten von *Ps. hagenowi* mit sehr breiten Loben nie der Fall ist. Zum andern ist bei vorliegender Form der Nabel viel flacher, die ausgeprägte Umbiegung von der Flanke zur Naht fehlt. Aus eben diesen

Gründen läßt sich das Stück auch nicht mit demjenigen vom Rothof („*Ps. langei*") vergleichen (ZEISS 1976: 264), selbst wenn man von der ganz verschiedenen relativen Nabelweite absieht.

3.5.2. Oberbrunner Bank

Aus der Oberbrunner Bank sind bis jetzt, wie erwähnt, keine gesicherten Ammoniten aus der Zeit der Bankbildung bekannt. In 3.4.1. wurde ihr Alter diskutiert; es wird dort als möglich erachtet, daß es sich um die Basis der Angulata-Zone, also der Schlotheimien-Schichten handelt.

3.5.3. Oberer Sassendorfer Horizont

Die stratigraphisch tiefsten Schlotheimien erscheinen in Sassendorf 50 cm über der Oberbrunner Bank an der Sohle von sandsteinerfüllten Kolkrinnen. Solche Schlotheimien führenden, fossilreichen Rinnenfüllungen wurden jetzt auch in der Mitte des Horizonts in Sassendorf gefunden. In der oben abschließenden, weit durchziehenden Schillbank, aus der O. KUHN (1934b) seine Fauna aufgesammelt hat (S. 12: Schicht 16 + 17), konnte dagegen kein nennenswertes Material mehr gewonnen werden. Bedeutende Unterschiede in der Fauna konnten zwischen den einzelnen Horizonten nicht beobachtet werden. Schon umgelagerte Tonbrocken an der Basis der tiefsten Rinnen führen Schlotheimien der *angulosa*-Gruppe, ein Zeichen, daß in Oberfranken die Angulata-Zone wie überall in Süddeutschland mit der *complanata*-Subzone einsetzt (vgl. BLOOS 1979). Auch O. KUHN gibt Schlotheimienfunde aus verschiedenen Niveaus des Sandsteinhorizonts an (1934b: 12); nach briefl. Mitt. von O. KUHN ist der größte Teil der Funde verschollen, wahrscheinlich in München vernichtet. Lediglich zwei publizierte Funde sind in der Münchener Sammlung erhalten.

Außer in Sassendorf konnten jetzt an folgenden Lokalitäten Neufunde von Schlotheimien (in meist schlechter Erhaltung) gemacht werden: Oberbrunn (Profil 13), S Döringstadt (Profil 15), Mainberg (Profil 38); vgl. Abb. 3, 5, 6.

Schlotheimia tenuis W. LANGE
Taf. 3, Fig. 7, links

1970 *Schlotheimia tenuis* (W. LANGE). — JANETZKO & ROLOFF, S. 21.
1979 *Schlotheimia tenuis.* — BLOOS, S. 14.

Die Art ist in Oberfranken nur spärlich vertreten. Bis jetzt war nur das inzwischen verschollene Exemplar in JANETZKO & ROLOFF 1970: 21 von „Unterbrunn" (wohl Steinbruch SW Oberbrunn gemeint) bekannt. Ein weiteres Stück, ein Lesefund von Lichtenstein in den östlichen Haßbergen, ist in BLOOS (1979: 14) erwähnt. Es ist verdrückt; möglicherweise deshalb scheint seine relative Nabelweite für die Art s. str. etwas zu klein.

Vorliegendes Exemplar von Sassendorf (Bamberger Sammlung) entspricht in jeder Hinsicht der Art s. str.; lediglich ist die Rippenzahl auf dem letzten Umgang etwas zu klein (36 statt 39).

Maßtabelle

Sammlung	Dm	Nw	Wh	Wb	Wh/Nw	Rz	Bemerkungen
NMB	24,0	9,8 (41)	8,9	ca. 8	0,90	36	Taf. 3, Fig. 7

Schlotheimia cf. *angulosa* W. LANGE

Taf. 3, Fig. 3

Die Hauptmasse der Schlotheimien im Oberen Sassendorfer Horizont gehört der *angulosa*-Gruppe an, bei der die externe Rippenunterbrechung fehlt. Keines der Exemplare konnte jedoch der Art s. str. zugeordnet werden. Vorliegendes Fragment von Sassendorf (SMNS Nr. 26298) kommt ihr relativ am nächsten.

Unregelmäßigkeiten der Rippenabstände haben dasselbe geringe Ausmaß, das man bei nordwestdeutschen Stücken findet (z. B. W. LANGE 1951: Taf. 5, Fig. 12). Auch der stumpfe Winkel, unter dem die Rippen extern zusammentreffen, ist typisch für die Art. Im Unterschied zu der Art sind jedoch die Rippen niedriger und stumpfer.

Einige kleinere Fragmente dürften der Art ebenfalls sehr nahe stehen, die Erhaltung läßt jedoch keine nähere Aussage zu. JANETZKO & ROLOFF (1970: 21) erwähnen *Schlotheimia angulosa* von Oberbrunn. Belege liegen nicht vor. Wahrscheinlich ist damit die Art s. l. gemeint.

Schlotheimia angulosa cf. *oligoptycha* W. LANGE

Taf. 3, Fig. 2

Das Stück von Sassendorf (SMNS Nr. 26297) ist verdrückt. Trotzdem ist ein relativ rasches Anwachsen erkennbar. Die Rippen stehen in sehr unregelmäßigen Abständen. Die nordwestdeutsche Form hat einen ziemlich breiten Windungsquerschnitt. Bei vorliegendem Exemplar war er vermutlich geringer. Ein ähnliches Stück fand sich am Großen Haßberg (BLOOS 1979: Taf. 2, Fig. 5).

Schlotheimia phobetica W. LANGE

Taf. 3, Fig. 1, 4, 5

1970 *Schlotheimia* cf. *phobetica* (W. LANGE). — JANETZKO & ROLOFF, S. 21.

Unter den aufgefundenen Schlotheimien in Oberfranken gehören weitaus die meisten dieser Art an. Die vor allem im Alter große relative Nabelweite, die niedrigen, scharfen, leistenförmigen Rippen, die ohne Unterbrechung über die Externseite ziehen, sowie die oft unregelmäßigen Rippenabstände kennzeichnen die Art. Der Externwinkel der Rippen liegt bei 90°. Unter dem nordwestdeutschen Material sind hinsichtlich des Externwinkels am ehesten Stücke von Mackendorf (in den Sammlungen von Göttingen und Hannover) vergleichbar. Stücke von Wellersen haben stumpfen Winkel und einen breiteren Windungsquerschnitt, außerdem wesentlich höhere Rippen. Insgesamt erscheint die Berippung der nordwestdeutschen Exemplare weniger unregelmäßig (vgl. W. LANGE 1915), jedoch gibt es auch dort sehr unregelmäßige. Möglicherweise gibt es unter den als „*phobetica*“ zusammengefaßten weitnabeligen Schlotheimien der *angulosa*-Gruppe mehrere Arten. Für eine Entscheidung liegt jedoch nicht genügend Material vor.

Maßtabelle.

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wh/Nw	Rz	Bemerkungen
SMNS 26296	31,0	13,0 (42)	10,0	0,77	35	Taf. 3, Fig. 1
IPE N 107	25,2	11,0 (43)	8,0	0,73	35	Taf. 3, Fig. 5
SMNS 26294/1	22,2	9,7 (44)	7,8	0,80	ca. 35	Taf. 3, Fig. 4
SMNS 26294/2	19,9	8,6 (43)	6,9	0,80	ca. 36	—

Schlotheimia ex gr. *phobetica* W. Lange

Taf. 3, Fig. 6; Abb. 15a

1935 *Schlotheimia stenorhyncha* W. Lange. — O. Kuhn, S. 14—15, Taf. 1, Fig. 2.

Das vorliegende Original zu O. Kuhn (1935), aufbewahrt in der Münchener Sammlung (BSM Nr. As I 841), zeigt keine nähere Beziehung zu *Schlotheimia stenorhyncha* W. Lange 1951. Aufgrund der relativ weitständigen Berippung käme nur die Unterart *Schl. stenorhyncha transiens* W. Lange 1951 in Frage. Diese Form hat allerdings eine wesentlich größere Windungsbreite, auch ist die Berippung auf den inneren Windungen regelmäßiger und kräftiger. Bei vorliegender Form zeigt besonders die vorletzte Windung dieselbe Art der Berippung, die oben bei *Schl. phobetica* beschrieben wurde. Es fehlt außerdem die externe Rippenunterbrechung, die bei *Schl. stenorhyncha transiens* gerade in diesem Größenstadium optimal ausgebildet ist. Vielmehr treffen die Rippen extern zusammen, allerdings im Unterschied zur Art *phobetica* s. str. unter sehr spitzem Winkel und sehr stark erniedrigt, so daß sie die Medianlinie nur wenig überragen. Dieser spitze Externwinkel ist nicht durch die Verdrückung des Stücks bedingt, denn ein gut vergleichbares Fragment der Erlanger Sammlung (IPE Nr. N 111), das unverdrückt ist, besitzt denselben spitzen Winkel. Dieses Stück zeigt zudem die ursprüngliche Querschnittsform, nämlich gerundet-dreieckig (bei Windungshöhe 13,5 mm), die die Form ebenfalls von *Schl. phobetica* s. str. unterscheidet; *Schl. phobetica* ist hochoval im Querschnitt.

Maßtabelle (Maße wegen Deformation nicht ganz exakt)

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wh/Nw	Bemerkungen
BSM As I 841	ca. 41	18,4 (45)	13,3	0,72	Taf. 3, Fig. 6
Dasselbe Ex.	—	9,8	7,5	0,77	vorletzter Umgang

Die Lobenlinie (Abb. 15a) liegt innerhalb der Variationsbreite der *angulosa*-Gruppe; Abb. 15b zeigt zum Vergleich die Lobenlinie eines Exemplars aus NW-Deutschland. Es stammt von Exten (coll. Herzog) und ist von W. Lange selbst mit „*Schlotheimia angulosa* var. *oligoptycha*" beschriftet und mit dem Vermerk versehen: „Suspensiv-Lobus!" (GPIG Nr. 836—4).

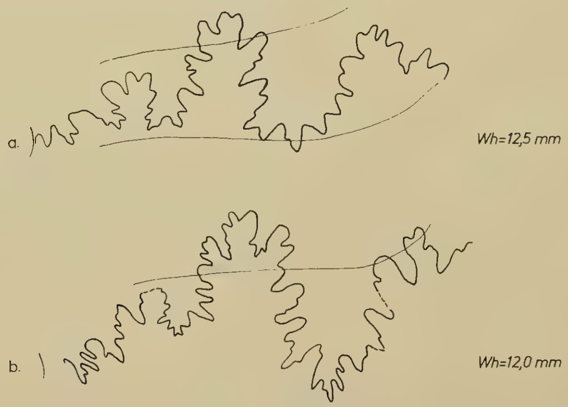


Abb. 15. Lobenlinie von a: *Schlotheimia* ex gr. *phobetica* W. Lange, Sassendorf; Orig. zu O. Kuhn 1935: Taf. 1, Fig. 2: *Schlotheimia* (ex. aff.) *stenorhyncha* Lange. — BSM Nr. As I 841. — Zum Vergleich b: *Schlotheimia angulosa oligoptycha* (det. W. Lange), Löhne. — GPIG Nr. 836—3.

Schlotheimia ex gr. *complanata* v. KOENEN
Taf. 3, Fig. 8, 9

1934 ?*Schlotheimia* spec. (hochmündig). — O. KUHN, S. 125. — [1934c]

Aus dunkelbraunem Sandstein des Sassendorfer Horizonts liegen von Sassendorf drei von KRUMBECK gefundene Fragmente von Schlotheimien vor (IPE Nr. N 108—110), die von den übrigen Schlotheimien stark abweichen. Aufgrund der fragmentären Erhaltung läßt sich über die Form nur so viel sagen, daß sie ziemlich engnabelig ist, einen schmalen, hohen Querschnitt hat und früh abgeschwächte, gegenüber *Schl. complanata* weitstehende Rippen, die zweimal anschwellen, nämlich auf der unteren Flankenhälfte und nahe der Externseite.

Möglicherweise gehören hierher auch die von O. KUHN erwähnten hochmündigen Schlotheimien aus seiner Schicht 5 von Sassendorf (1934a: 121) und seiner Schicht 7 von „Unterbrunn" (1934c: 125). Über den Verbleib der Funde ist nichts bekannt.

Vom großen Haßberg (Unterfranken) wurde von BLOOS (1979) ein ähnlicher Fund mit allerdings etwas kräftigeren Rippen beschrieben. Auch in Württemberg kommt der Formenkreis im tieferen Teil der Schlotheimienschichten nicht selten vor.

„*Schlotheimia angulata*"

Vor allem in der älteren Literatur wird aus verschiedenen Profilen *Ammonites angulatus* erwähnt. Diese Bestimmung weist heute, soweit es sich um den Oberen Sassendorfer Horizont und höhere Schichten handelt, auf *Schlotheimia* allgemein hin. Um welche Arten es sich dabei gehandelt hat, läßt sich nicht mehr feststellen. Es sind hier zu nennen: Witzmannsberg (GÜMBEL 1864: 230, Schicht 3), Oberbrunn (GÜMBEL 1864: 239, Schicht 4; 1891: 549, Schicht 3; JANETZKO & ROLOFF 1970: 21), Rothof bei Bamberg (GÜMBEL 1891: 521), Sassendorf (RÜGER 1924: 148, Schicht 6b; O. KUHN 1934a: 121, Schicht 4: „cf. *angulata*", ebenso 1934b: 12, Schicht 15).

Die Wahrscheinlichkeit, daß es sich je um die Art *Schl. angulata* s. str. gehandelt hat, ist gering, da die nordwestdeutsche Form, der der Lectotypus aus der Sammlung SCHLOTHEIM angehört, in Süddeutschland noch nicht gefunden wurde (vgl. hierzu BLOOS 1979: 29). Die Art *Schlotheimia angulata* wurde erst 1951 durch W. LANGE genau definiert.

„*Arietites*" *francojurensis* O. KUHN

? 1864 *Ammonites spiratissimus.* — GÜMBEL, S. 240.
? 1891 *Ammonites* cf. *rotiformis.* — GÜMBEL, S. 55.
1934 *Arietites francojurensis* O. KUHN, S. 44—45, Taf. 1, Fig. 8. — [1934b]

Schon GÜMBEL (1864: 240; 1891: 55) sammelte im Oberen Sassendorfer Horizont von Sassendorf Arietitiden. O. KUHN (1934a: 121) machte weitere Funde und konnte 3 Formen unterscheiden, von denen er eine benannte. Nur der Typus zu dieser Art, *A. francojurensis,* ist erhalten (BSM Nr. 1933 V 8), alle anderen Stücke sind verschollen.

Der von O. KUHN beschriebene Formenkreis, speziell seine „Spezies I", die unbenannt blieb, kommt in Württemberg in weiter Verbreitung in den tiefsten Schlotheimienschichten vor; auf dessen systematische Stellung und die Synonymie soll deshalb bei der Beschreibung der dortigen Funde eingegangen werden. Zweifellos handelt es sich um ein sehr wichtiges Faunenelement, das die Eigenständigkeit der süddeutschen Schlotheimienschichten gegenüber den nordwestdeutschen hervorhebt, wie schon JÜNGST (1938: 20) feststellte.

3.6. Schichten über dem Sassendorfer Horizont

Aus den Tonsteinen über dem Sassendorfer Horizont sowie aus dem oben abschließenden Sandstein liegen keine horizontierten, bestimmbaren Stücke vor. Dies mag z. T. damit zusammenhängen, daß diese Schichten nicht so häufig aufgeschlossen sind. Die einzige Erwähnung einer *Schlotheimia* sp. findet sich in D. Hoffmann (1967: 30, Profil 47, Schicht 8) bei Gleußen. Der Fundhorizont, ein Sandsteinbänkchen, liegt etwas über 2 m über dem Sassendorfer Horizont. Schon Gümbel (1891: 549) nennt von Gleußen „*Ammonites angulatus*", allerdings ohne Horizontangabe.

Es ist nicht ganz sicher, ob der von Gümbel (1864: 230) in seinem Profil Witzmannsberg genannte Horizont mit „*Ammonites angulatus*" (Schicht 3) nicht höher als der Sassendorfer Horizont ist. Aus Gümbels Bestimmung ergibt sich kein Hinweis auf die wirklich dort vertretenen Formen. Das Profil scheint überhaupt unsicher, zumindest weist es große Unterschiede zu seinem Profil 1891: 533 auf. Eine Neuaufnahme in dem Gebiet wäre wünschenswert.

3.7. Lokalität und Horizont unbestimmt

In Sammlungen liegen Stücke ohne genaue Angabe von Fundlokalität und Fundhorizont, sondern nur mit dem allgemeinen Vermerk „Coburg" oder ähnlich. Derartige Stücke sind auch in der Literatur erwähnt. Es ist keineswegs sicher, ob die Herkunftsangabe in allen Fällen verläßlich ist.

Schlotheimia angulosa W. Lange

Taf. 3, Fig. 10, 11

1951 *Schlotheimia angulosa* W. Lange, Taf. 4, Fig. 7.

Mehrere Exemplare der Sammlung Schlotheim, beschriftet „aus dem Coburgischen", lassen sich unschwer *Schlotheimia angulosa* s. str. zuweisen. W. Lange (1951: 55) erwähnt 4 Exemplare, drei davon in „harten, grauen Kalkgeoden" steckend, das vierte „von gelbem, feinkörnigem Sandstein bedeckt". Letzteres ist bei W. Lange 1951: Taf. 4, Fig. 7 abgebildet. Alle vier Stücke waren in der Sammlung der Humboldt-Universität Berlin nicht auffindbar; vermutlich sind sie verschollen oder noch ausgeliehen in der Sammlung W. Lange. Es fanden sich aber in Berlin zwei weitere Exemplare aus der Sammlung Schlotheim, die W. Lange offenbar nicht vorgelegen haben. Eines davon lag in der Schausammlung.

Die beiden Stücke sind ganz frei präpariert. Nach anhaftenden Gesteinsresten und der Wohnkammerfüllung stammen beide aus blaßbräunlich angewitterten, mergelig-weichen Karbonatkonkretionen, wie sie in der Coburger Gegend, aber auch in Thüringen und Niedersachsen vorkommen. Sie gehören beide der Variante B von W. Lange (Formen mit schmaler Außenseite) an; sie sind auch relativ weitnabelig.

Maßtabelle

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wb	Wh/Nw	Wb/Wh	Rz	Bemerkungen
MNHB Nr.	59	25,8 (44)	17,5	12,7	0,68	0,73	35	Taf. 3, Fig. 10
MB-C. 547.2	—	14,2	11,3	8,8	0,78	0,78	28	
MNHB Nr.	41	17,7 (43)	13,3	10,1	0,75	0,76	33	Taf. 3, Fig. 11
MB.-C. 547.1	—	12,2	10,8	8,4	0,78	0,78	28	

Die Exemplare der SCHLOTHEIMschen Sammlung entsprechen völlig der Ausbildung in Nordwestdeutschland. Solche Formen sind bei Coburg später nie wieder gefunden worden und auch sonst aus Süddeutschland in dieser typischen Ausbildung nicht bekannt. Es erheben sich deshalb gewisse Zweifel, ob die Stücke wirklich aus der Coburger Gegend stammen.

Schlotheimia postangulata W. LANGE

1951 *Schlotheimia postangulata* W. LANGE, Taf. 2, Fig. 13.

W. LANGE (1951: 44, Taf. 2, Fig. 13) stellte ein Exemplar der SCHLOTHEIMschen Sammlung „aus dem Coburgischen" zu *Schl. postangulata.* Über das einbettende Sediment ist nichts bekannt. Das Stück ist in der Berliner Sammlung nicht auffindbar; es ist wohl verschollen oder noch in der Sammlung W. LANGE.

Die Form ist aus Süddeutschland nicht bekannt, dagegen ein typischer Vertreter der nordwestdeutschen *complanata*-Subzone, ebenso wie *Schlotheimia angulosa* in der eben erwähnten Ausbildung.

Ergänzend sei noch bemerkt, daß Schlotheimien über dem Sassendorfer Horizont zwar nicht in Oberfranken, aber in Unterfranken (Großer Haßberg, vgl. BLOOS 1979) und in entsprechenden Schichten Württembergs gefunden wurden. In beiden Gebieten gibt es keine Hinweise für die nordwestdeutsche Fauna der *complanata*-Subzone. Vielmehr gibt es gerade in Württemberg Hinweise, daß sich die Fauna des Oberen Sassendorfer Horizonts in den Grundzügen erhält, bis sie von der Fauna mit *Schlotheimia depressa* und *Schlotheimia marmorea* abgelöst wird. Dies verstärkt die Skepsis gegenüber der Herkunftsangabe „Coburg" bei den erwähnten Stücken der SCHLOTHEIMschen Sammlung.

Schlotheimia marmorea (WÄHNER)

1886 *Aegoceras marmoreum* WÄHNER, S. 185.

WÄHNER (1886: 185) beschreibt ein zu dieser Art gestelltes Exemplar mit 17,5 cm Durchmesser von „Coburg in Sachsen". Dieses Exemplar lag jetzt nicht zur Untersuchung vor. Bislang ist die Art außeralpin nur in Württemberg nachgewiesen, wo sie zusammen mit *Schl. depressa* im höheren Teil der Schlotheimienschichten auftritt (vgl. POMPECKJ 1893: 231—232). Dieser Horizont ist in Franken bisher nicht nachgewiesen. Bei dem Stück WÄHNERS scheint deshalb eine gewisse Skepsis hinsichtlich der Herkunftsangabe angebracht.

(?) Psiloceratidae, gen. et sp. indet.

Taf. 2, Fig. 17; Abb. 16

In der Göttinger Sammlung fand sich ein Stück (Nr. 836—5), das nach dem Etikett aus dem vorigen Jahrhundert stammen dürfte. Die Beschriftung lautet: „*Ammonites angulatus* SCHLOTH., Lias, Gegend von Coburg".

Es handelt sich um einen kleinen Ammoniten in Brauneisenerhaltung (urspr. Pyrit), eingebettet in einen hellgelblichen, mürben, mittelkörnigen Sandstein mit limonitischen Schlieren und Manganflecken. Solche Sande kommen inmitten des marinen Hettangiums bei Coburg nicht vor, sondern lediglich im Grenzbereich zum Sinemurium (bei Sonnefeld über 3 m mächtig). Dementsprechend liegt es nahe, das Stück nach seinem Habitus (enger Nabel, S-förmige, unregelmäßige Berippung) in die Nähe von *Charmasseiceras* zu stellen. Ungewöhnlich ist das völlige Fehlen einer externen Rippenunterbrechung, die bei allen bisher bekannten Schlotheimiiden, abgesehen von der *angulosa*-Gruppe, gerade in diesem Größenstadium optimal

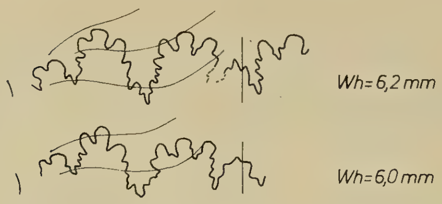


Abb. 16. Lobenlinien von (?)Psiloceratidae, sp. indet., Fundort und Fundhorizont unbekannt („Gegend von Coburg"), in mittelkörnigem Sandstein (vgl. Taf. 2, Fig. 17). — GPIG Nr. 832—4.

entwickelt ist. Statt dessen klingen die Rippen extern aus, was an *Psiloceras (Curviceras)* erinnert. Auch die Lobenlinie erinnert in ihrer Einfachheit eher an *Psiloceras.* Erwähnenswert ist noch die grobe, buckelartige Skulptur auf den innersten Windungen, die man oft in der Familie Psiloceratidae, allerdings auch bei manchen Vertretern der Schlotheimiidae, antrifft (vgl. W. Lange 1941, 1951).

Maßtabelle

Sammlungs-Nr.	Dm	Nw	Wh	Wb	Wh/Nw	Rz	Bemerkungen
GPIG Nr. 832—4	ca. 17	6,0	6,5	ca. 5	1,08	ca. 33	Taf. 2, Fig. 17

Möglicherweise handelt es sich um eine noch nicht näher bekannte Gruppe der Psiloceratiden oder der Schlotheimiiden. Der Frage konnte nicht weiter nachgegangen werden.

4. Vergleich mit Nachbargebieten

Eingehende Vergleiche mit Nachbargebieten wurden bereits in Bloos 1979 gegeben. Einzelne Hinweise finden sich auch im vorstehenden Text.

Der Sohlbank in Oberfranken entspricht in Württemberg der basale Teil der Psilonotenbank mit *Psiloceras psilonotum* und *Psiloceras plicatulum* (vgl. Altmann 1965). In diesen biostratigraphischen Abschnitt fallen auch noch die Schichten zwischen Sohlbank und Ebersdorfer Horizont; möglicherweise entspricht ihnen in Württemberg eine Schichtlücke innerhalb der Psilonotenbank.

Der Rest der württembergischen Psilonotenbank besitzt eine wesentlich reichere Fauna im Vergleich zu dem, was bisher aus dem Ebersdorfer bis Kipfendorfer Horizont bekannt geworden ist. Immerhin scheinen einige Formen einander sehr nahe zu stehen. Vermutlich umfaßt die Psilonotenbank mit *Caloceras* und *Curviceras* einen längeren Zeitraum, in dem die Zeit von Ebersdorfer und Kipfendorfer Horizont enthalten sein könnte. In der Psilonotenbank folgt nach oben noch ein weiterer Faunenhorizont, gekennzeichnet durch „*Psiloceras (Discamphiceras)* cf. *megastoma*" (Altmann 1965) und ähnliche Formen der Untergattung *Megastomoceras* W. Lange (Quenstedts „Riesenpsilonoten"). Dieses Niveau ist in Franken bisher nicht bekannt geworden. Insgesamt wäre für einen fundierten Vergleich eine eingehendere Neuuntersuchung der Fauna der Psilonotenbank nötig. Nach dem jetzigen Kenntnisstand läßt sich zumindest mit einiger Sicherheit sagen, daß die Zeit der Kondensation zu Beginn des marinen Lias in Württemberg wesentlich länger angedauert hat als weiter nördlich (vgl. auch Putzer 1938a, b und Jüngst 1927 und 1928a, b).

Die *hagenowi*-Subzone, die in Franken sicher erst einige Meter über der Sohlbank beginnt, setzt in Württemberg unmittelbar über der Psilonotenbank ein. Die in

Württemberg *Psilophyllites hagenowi* begleitende Ammonitenfauna ist bisher weder aus Franken noch aus Nordwest-Deutschland bekannt. In Württemberg kommen in der *hagenowi*-Subzone zwei Sandsteinhorizonte vor (Mutlanger und Eßlinger Sandstein, Bloos 1976), in Franken ist nur einer bekannt (Unterer Sassendorfer Horizont).

Wie in Oberfranken ist die *planorbis*-Subzone auch in Thüringen (Putzer 1938b), in der Hessischen Straße (Jüngst 1928b) und in NW-Deutschland (Jüngst 1927) relativ mächtig. Der nächst höhere Faunenhorizont in Oberfranken (Ebersdorfer und Kipfendorfer Horizont) ist schon im benachbarten Thüringen nicht mehr bekannt, zumindest nach den dort gefundenen Caloceraten (Putzer 1938a) zu urteilen. Dies mag eine Fundlücke sein; möglicherweise ließe sich dort klären, in welchem stratigraphischen Verhältnis der nordwestdeutsche zum oberfränkischen Ausschnitt der *johnstoni*-Subzone steht.

Wie in Württemberg und Unterfranken (Bloos 1979) scheint auch in Oberfranken die Basis der Angulata-Zone von einem Aufarbeitungshorizont gebildet zu werden; der endgültige Beweis steht indes noch aus. Wie in Bloos (1979: 11—13) gezeigt, stimmen die Faunen von Württemberg und Unterfranken in dieser Grenzbank keineswegs überein, so daß, ähnlich wie bei der Sohlbank, in den verschiedenen Gebieten unterschiedliche Ausschnitte der gesamten Zeit der Kondensation überliefert sind.

Die beste Übereinstimmung von Faunen des Hettangiums in Württemberg und Franken besteht in den Schlotheimienschichten über der Grenzbank (in Württemberg: Gmünder Sandstein und Bereiche α 2 II und III, s. Bloos 1976; in Unterfranken: Sandsteinhorizont 3, vgl. Bloos 1979; in Oberfranken: Oberer Sassendorfer Horizont). Den Ausführungen in Bloos 1979: 14 und oben ist hier nichts hinzuzufügen. Dasselbe gilt für die Schichten über dem Sassendorfer Horizont. An der Grenze Hettangium/Sinemurium ist in Oberfranken nach Vergleichen mit Unterfranken und Württemberg eine beträchtliche Schichtlücke zu erwarten, die vermutlich die Schichten mit *Schotheimia depressa* und diejenigen mit *Vermiceras spiratissimum* umfaßt. Diese Schichten fehlen, soweit bekannt, auch in NW-Deutschland (W. Lange 1951).

5. Literatur

Abend, M. (1937): Neuere geologische Beobachtungen in der näheren und weiteren Umgebung von Lichtenfels am Main. — Abh. geol. Landesuntersuchung am Bayer. Oberbergamt, 27: 9—22, 1 Taf.; München.

Achilles, H. (1981): Die rätische und liassische Mikroflora Frankens. — Palaeontographica, B, 173: 1—86, 17 Taf., 32 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Altmann, H. J. (1965): Beiträge zur Kenntnis des Rhät-Lias-Grenzbereichs in Südwest-Deutschland. — Diss. Univ. Tübingen, 11 S., 2 Taf., 24 Abb.; Tübingen.

Berger, H. A. C. (1832): Die Versteinerungen der Fische und Pflanzen im Sandsteine der Coburger Gegend. 29 S., 4 Taf.; Coburg.

Beyschlag, F. (1895): Erläuterungen zur geologischen Specialkarte von Preußen und den Thüringischen Staaten. Lief. 72, Blatt Heldburg; Berlin.

Blind, W. (1963): Die Ammoniten des Lias Alpha aus Schwaben, vom Fonsjoch und Breitenberg (Alpen) und ihre Entwicklung. — Palaeontographica, A, 121: 38—131, 5 Taf., 46 Abb., 10 Tab.; Stuttgart.

Bloos, G. (1976): Untersuchungen über Bau und Entstehung der feinkörnigen Sandsteine des Schwarzen Jura α (Hettangium und tiefstes Sinemurium) im schwäbischen Sedimentationsbereich. — Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N.F. 71: 1—269, 27 Taf., 60+IX Abb.; Stuttgart.

— (1977): Unterer Jura (Lias). — *In*: W. STRÖBEL & F. WURM: Geologische Karte von Baden-Württemberg 1:25000. Erläuterungen zu Blatt 7220 Stuttgart-Südwest: 60—70, 161—166, 176—179, Beil. 4; Stuttgart.

— (1979): Über den Jura am Großen Haßberg (Unterfranken, N-Bayern) mit Bemerkungen zum Rät. — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 44: 53 S., 3 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

— (1981): Faziesentwicklung im tieferen Lias zwischen Coburg und Bayreuth (marin—litoral—terrestrisch) (Exkursion J am 25. April 1981). — Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. 63, 111—122, 4 Abb.; Stuttgart.

BRAND, E. & HOFFMANN, K. (1963): Stratigraphie und Fazies des nordwestdeutschen Jura und Bildungsbedingungen seiner Erdöllagerstätten. — Erdöl und Kohle, **16**: 437—450, 14 Abb.; Hamburg.

CREDNER, H. (1860): Über die Grenz-Gebilde zwischen dem Keuper und dem Lias am Seeberg bei Gotha und in Norddeutschland überhaupt. — N. Jb. Miner., Geogn., Geol., Petrefaktenk., **1860**: 293—319, Taf. 3; Stuttgart.

DITTMAR, F. (1932): Geologische Untersuchungen im Gebiet von Banz. — Zulassungsarb. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

DEAN, W. T., DONOVAN, D. T. & HOWARTH, M. K. (1961): The Liassic zones and subzones of the North-West European Province. — Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.), **4**: 435—505, Taf. 63—75; London.

DONOVAN, D. T. (1952): The Ammonites of the Blue Lias of the Bristol District. Part I. Psiloceratidae and Schlotheimidae. — Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 12, **55**: 629—655, Taf. 22—23, 16 Abb.; London.

EDLINGER, G. v. (1959): Zur Schichtlagerung und Stratigraphie des Keuper-Lias-Gebietes nördlich Bamberg (unter Auswertung zahlreicher Tiefbohrprofile). — Geol. Bl. NO-Bayern, **9**: 86—135, Taf. 1, 4 Abb.; Erlangen.

ERNST, W. (1970): Der Lias am NE-Abhang des Röhnbergrückens (südöstlich von Gotha). — Geologie, **19**: 405—411; Berlin.

FINCKH, A. (1910): Die Horizonte von Psiloceras subangulare OPPEL und Psiloceras Hagenowi DUNKER im unteren Lias von Stuttgart. — Württ. Jh., **66**: 164—166; Stuttgart.

FISCHER. R. (1907): Der Tonbruch von Kipfendorf und seine Versteinerungen. Ein Beitrag zur Urgeschichte des Coburger Landes. — Heimatblätter aus den Coburg-Gothaischen Landen, **5**: 48—53; Coburg.

FRANK, M. (1930): Beiträge zur Stratigraphie und Paläogeographie des Lias α in Süddeutschland. — Mitt. geol. Abt. Württ. statist. Landesamt, **13**: 242 S., 3 Taf., 1 Tab.-Beil.; Stuttgart.

FUGMANN, H. (1933): Geologische und tektonische Untersuchungen zwischen Lichtenfels und Weismain. — Zulassungsarb. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

GOTHAN, W. (1914): Die unter-liassische („rhätische") Flora der Umgebung von Nürnberg. — Abh. naturhist. Ges. Nürnberg, **19**: 91—186, Taf. 17—39, 5 Abb.; Nürnberg.

GÜMBEL, C. W. (1858): Mittheilung an Professor BRONN gerichtet. — N. Jb. Geogn., Geol. Petrefactenk., **1858**: 550—553; Stuttgart.

— (1864): Ueber das Knochenbett (Bonebed) und die Pflanzen-Schichten in der rhätischen Stufe Frankens. — Sitz.-Ber. kgl. Bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Cl., **1864**: 215—278; München.

— (1891): Geognostische Beschreibung des Königreiches Bayern. IV. Abtheilung. Geognostische Beschreibung der Fränkischen Alb (Frankenjura) mit dem anstoßenden Keupergebiete. Mit 5 Blättern der geognostischen Karte 1:100000 [Bamberg, Neumarkt, Ingolstadt, Nördlingen, Ansbach]. 763 S., zahlr. Abb.; Kassel (Th. Fischer).

GÜRTNER, D. J. (1975): Stratigraphie, Faziesverhältnisse und Ausbildung der Rät-Lias-Grenzschichten (Rät bis z. T. Unt. Sinémurien) im Raum Bamberg—Altdorf. — Diss. Univ. Erlangen, 129 S., 13 Taf., 10 Abb., 10 Tab.; Erlangen.

GUERIN-FRANIATTE, S. & MULLER, A. (1978): Découverte de *Psilophyllites* (Ammonites) dans le Grès de Luxembourg (Hettangien). — Bull. Inf. Géol. Bassin de Paris, **15/2**: 71—73, 7 Abb.; Paris.

— (1979): Présence d'un niveau à *Caloceras* (Ammonites de l'Hettangien inférieur) à Kopstal dans le Grès de Luxembourg. Déscription d'une espèce nouvelle: *Caloceras luxemburgense* n. sp. — C. R. somm. Soc. géol. France, **3**: 125—128, 5 Abb.; Paris.

HAARLÄNDER, W. (1963): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1: 25000, Blatt Nr. 6231 Adelsdorf, 72 S., 1 Abb., 2 Beil.; München.

— (1966): Erläuterungen zu Geologischen Karte von Bayern 1:25000, Blatt Nr. 6331 Röttenbach, 84 S., 8 Abb., 1 Tab.; München.

HAHN, L. (1964): Stratigraphie und Tektonik des Keupers und Unteren Lias auf Blatt Sonnefeld. — Diplomarb. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

— (1967): Rhät-Lias-Profile östlich Coburg. — Geol. Bl. NO-Bayern, 17, 203—213, 6 Abb.; Erlangen.

— (1974): Geologische Karte von Bayern 1:25000, Erläuterungen zu Blatt Nr. 5732 Sonnefeld, 141 S., 20 Abb., 1 Tab., 4 Beil.; München.

HETTICH, M. (1974): Ein vollständiges Rhät/Lias-Profil aus der Langenbrückener Senke, Baden-Württemberg (Kernbohrung Mingolsheim 1968). — Geol. Jb., A 16: 71—105, 1 Abb.; Hannover.

HÖLDER, H. (1964): Jura. 603 S., 158 Abb., 43 Tab.; Stuttgart (Enke).

HOFFMANN, D. (1967): Rhät und Lias nordwestlich der Frankenalb auf Blatt Seßlach. — Erlanger geol. Abh., **68**: 34 S., 2 Taf., 8 Abb., 2 Tab.; Erlangen.

— (1970): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000, Blatt Nr. 5831 Seßlach, 106 S., 7 Abb., 4 Tab.; München.

HOFFMANN, K. (1969): Der Oberrhein-Graben zwischen Heidelberg und Offenburg während der Lias-Zeit. — Z. Deutsch. geol. Ges., **188** (1966): 236; Stuttgart.

HOLLAND, F. (1900): Über alpine Formenreihen von Psiloceras aus Schwaben. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **56**: 498—509, Taf. 8—9, 2 Abb; Stuttgart.

JAHNEL, CH. (1970): Stratigraphie, Fazies und Fauna des Lias Alpha, Beta und Gamma im Gebiet des Nördlinger Rieses. — Diss. Univ. München, 123 + XXXI S., 2 Taf., 16 Abb.; München.

JANETZKO, P. (1966): Geologie des unteren Itz-Baunachgebietes auf Blatt Ebensfeld (Westteil). — Diplomarb. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

JANETZKO, P. & ROLOFF, A. (1970): Erläuterungen zur Geologischen Karte 1:25000, Blatt Nr. 5931 Ebensfeld. 83 S., 4 Taf., 7 Abb., 4 Tab.; München.

JÜNGST, H. (1927): Die Meeresverbindung Nord-Süd-Deutschland in der Psiloceraten-Zeit. — N. Jb. Miner., Geol., Paläont., Beil.-Bd., **58**, B: 171—214, Taf. 9—10, 5 Abb.; Stuttgart.

— (1928): Rät, Psilonoten- und Schlotheimienschichten im nördlichen Harzvorlande. — Geol. u. palaeont. Abh., N.F. **16**: 1—194, 8 Taf., 10 Abb.; Jena. — [1928a]

— (1928): Zur Planorbis-Zone von Angersbach. — Notizbl. Ver. Erdk. u. Hess. geol. Landesanst., **5**: 168—179, 1 Taf.; Darmstadt. — [1928b]

— (1938): Der Pfälzer Lias und seine palaeogeographische Bedeutung. — Mitt. Pollichia, N.F. **7**: 145—168, 5 Abb.; Neustadt a. d. Weinstraße.

KESSLER, G. (1973): Sedimentgeologische Untersuchungen im oberfränkischen Rhätolias. — Erlanger geol. Abh., **93**: 60 S., 10 Taf., 20 Abb.; Erlangen.

KÖLBEL, H. (1967): Die Paläogeographie des Juras im Nordteil der DDR in Beziehung zu den Nachbargebieten. — Ber. Deutsch. Ges. geol. Wiss., A, **12**: 259—288, 14 Abb.; Berlin.

KOSCHEL, R. (1970): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000, Blatt Nr. 6031 Bamberg Nord. 167 S., 15 Abb., 6 Tab., 4 Beil.; München.

KRÄUSEL, R. (1958): Die Juraflora von Sassendorf bei Bamberg. I. Sporenpflanzen. — Senckenbergiana lethaea, **39**: 67—103, Taf. 3—8; Frankfurt a. M.

— (1959): Die Juraflora von Sassendorf bei Bamberg. II. Samenpflanzen. — Senckenbergiana lethaea, **40**: 97—136, 7 Taf., 11 Abb.; Frankfurt a. M.

KRISL, P. (1978): Das Rhätoliasprofil Kunigundenruh (östlich Bamberg). — Geol. Bl. NO-Bayern, **28**: 44—54, 2 Abb.; Erlangen.

KRUMBECK, L. (1933): Beiträge zur Geologie von Nordbayern. X. Zur Rhätolias-Stratigraphie und Geologie des Forchheimer Waldes (Regnitzbecken), sowie angrenzender Gebiete. — Sitz.-Ber. phys.-med. Soz. Erlangen, **63/64**: 285—356, zahlr. Abb.; Erlangen.

— (1936): Beiträge zur Geologie von Nordbayern. XII. Die Rathsberg-Schichten, das jüngste Glied des Keupers in Franken. — Sitz.-Ber. phys.-med. Soz. Erlangen, **67**: 15—62, 4 Taf., 1 Kt.skizze; Erlangen.

— (1939): Beiträge zur Geologie von Nordbayern. XIII. Das Rhät in Nordwest-Franken. — Sitz.-Ber. phys.-med. Soz. Erlangen, **71**: 1—130, 4 Taf., 1 Kt.skizze; Erlangen.

— (ohne Jahr): Lias α_1+α_2-Profile zwischen Koburg und Forchheim (Oberfranken). — Unveröff. Manuskriptzeichnung im Archiv des Instituts für Geologie und Mineralogie der Univ. Erlangen, Archiv-Nr. ARH 17.

KUHN, O. (1933): Stratigraphische Untersuchungen im Lias bei Bamberg. — Cbl. Miner., Geol., Paläont., **1933**, B: 8—20; Stuttgart.

— (1934): Neues zur Stratigraphie des Lias α in Franken. — Cbl. Miner., Geol., Paläont., **1934**, B: 119—124; Stuttgart. — [1934a]

— (1934): Die Tier- und Pflanzenreste der Schlotheimia-Stufe (Lias-α_2) bei Bamberg. — Abh. geol. Landesunters. Bayer. Oberbergamt, **13**: 52 S., 3 Taf.; München. — [1934b]

— (1934): Beobachtungen im oberfränkischen Rhätolias. — Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, **27**: 119—126; Bamberg. — [1934c]

— (1935): Weitere Beiträge zur Fauna des untersten Lias in Schwaben und Franken. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **91**: 2—18, Taf. 1—3; Stuttgart.

— (1947): Gliederung und Fossilführung des Lias und Doggers in Franken, — Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, **30**: 33—89; Bamberg.

— (1949): Das Alter des fränkischen Rhäts nebst Bemerkungen über Rathsberg- und Arietenschichten. — N. Jb. Miner., Geol., Paläont., Mh., **1949**, B: 174—180, 1 Abb.; Stuttgart.

— (1950): Geologie des Bamberger Umlands. 20 S., 4 Abb.; Bamberg (C. C. Buchner).

— (1954): Ein Massenvorkommen von Süßwassermuscheln im obersten Rätolias von Sassendorf bei Bamberg. — Geol. Bl. NO-Bayern, **4**: 20—25, 1 Abb.; Erlangen.

— (1955): Ein Rätolias-Lias-Aufschluß ohne Angulatensandstein bei Hirschaid. — Geol. Bl. NO-Bayern, **5**: 126—128; Erlangen. — [1955a]

— (1955): Der erste Nachweis von *Psiloceras* in den Pflanzenschiefern des oberfränkischen Rätolias. — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1955**: 408—411; Stuttgart. — [1955b]

— (1955): Warwenbildung in der limnischen *Psiloceras*-Stufe von Sassendorf (Oberfranken). — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1955**: 435—437; Stuttgart. — [1955c]

— (1957): Ein neues Jurapflanzen-Herbar aus Franken. — Kosmos, **53**: 445—450, 14 Abb.; Stuttgart.

— (1958): Neue geologische Beobachtungen im Jura bei Bamberg. — Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, **36**: 22—24; Bamberg.

— (1959): Ein neuer Fund von Psiloceras am Kreuzberg bei Hallstadt. — Geol. Bl. NO-Bayern, **9**: 81—82; Erlangen.

LANG, M. (1970): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25000, Blatt Nr. 6131 Bamberg Süd. 150 S., 4 Taf., 11 Abb., 8 Tab.; München.

LANGE, W. (1924): Über die Psilonotenstufe und die Ammonitenfauna des untersten Lias Norddeutschlands. — Jb. Preuß. geol. Landesanstalt, **44** (1923): 177—207; Berlin.

— (1931): Die biostratigraphischen Zonen des Lias und Vollraths petrographische Leithorizonte. — Cbl. Mineral., Geol., Paläont., **1931**, B: 349—372; Stuttgart.

— (1939): Revision der Ammoniten aus dem Lias α 1 (Psilonoten-Stufe) von Coburg und Gotha, nebst Bemerkungen über den Lias von Gotha. — Zbl. Miner., Geol., Paläont., **1939**, B: 463—477; Stuttgart.

— (1941): Die Ammonitenfauna der Psiloceras-Stufe Norddeutschlands. — Palaeontographica, A, **93**: 1—192, Taf. 1—20, 138 Abb., zahlr. Tab.; Stuttgart.

— (1951): Die Schlotheimiinae aus dem Lias alpha Norddeutschlands. — Palaeontographica, A, **100**: 1—128, Taf. 1—20, 109 Abb., zahlr. Tab.; Stuttgart.

— (1952): Der Untere Lias am Fonsjoch (östliches Karwendelgebirge) und seine Ammonitenfauna. — Palaeontographica, A, **102**: 49—162, Taf. 8—18, 76 Abb., zahlr. Tab.; Stuttgart.

LEITZ, F. (1976): Zur Geologie des tieferen Jura bei Bieberbach-Gestungshausen, östlich Coburg. — Jb. Coburger Landesstiftung, **1976**: 135—148, 2 Abb.; Coburg.

LORETZ, H. (1895): Erläuterungen zur geologischen Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Lief. **72**, Blatt Coburg. 50 S., 2 Abb.; Berlin. — [1895a]

— (1895): Erläuterungen zur geologischen Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Lief. **72**, Blatt Oeslau. 63 S., 2 Abb.; Berlin. — [1895b]

— (1895): Erläuterungen zur geologischen Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Lief. **72**, Blatt Steinach. 27 S.; Berlin. — [1895c]

— (1895): Erläuterungen zur geologischen Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Lief. 72, Blatt Rossach. 16 S.; Berlin. — [1895d]

Meyer, R. K. F. (1979): Geologische Karte von Bayern 1:25000, Erläuterungen zum Blatt Nr. 6132 Buttenheim. 136 S., 36 Abb., 3 Tab., 5 Beil.; München.

Müller, K. (1937): Psilonotenschichten zwischen Itz und Baunach (südwestlich von Koburg). — Zbl. Miner. Geol. Paläont., 1937, B: 39—50, 1 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Oppel, A. (1864): Über das Lager von Seesternen im Lias und Keuper. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 20: 206—212; Stuttgart.

Pompeckj, J. F.: Beiträge zu einer Revision der Ammoniten des Schwäbischen Jura. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 49: 151—248, Taf. 2—8, Abb. 1—23; Stuttgart.

Putzer, H. (1938): Die Rhät- und Liasablagerungen am Seeberg bei Gotha, am Rhönbergrücken und bei Eisenach. — Jenaer Z. Naturwiss., 71: 327—444, Taf. 6—15, 14 Abb.; Jena. — [1938a]

— (1938): Die Planorbis-Zone am großen Seeberg bei Gotha. — Zbl. Miner., Geol. Paläont., 1938, B: 475—486, 5 Abb.; Stuttgart. — [1938b]

Quenstedt, F. A. (1845—1849): Petrefactenkunde Deutschlands. I. Cephalopoden [Text + Atlas]. IV + 580 S., 36 Taf.; Tübingen (Fues).

— (1882—1885): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. 1. Der Schwarze Jura (Text + Atlas). IV + 440 S., Taf. 1—54; Stuttgart (Schweizerbart).

Roloff, A. (1966): Geologie der Osthälfte von Blatt Ebensfeld (Nr. 5931). — Diplomarb. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

Rüger, L. (1924): Versuch einer Palaeogeographie der süddeutschen Länder an der Trias-Jura Wende. — Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N.F. 15: 95—184, 3 Taf.; Heidelberg.

Salger, M.: Der Mineralbestand von Tonen des fränkischen Keuper und Jura. — Geologica Bavarica, 39, 69—95, 5 Abb., München 1959.

Schauroth, C. v. (1852): Brief an Beyrich vom 3. 11. 1852. — Z. Deutsch. geol. Ges., 4: 538—544; Berlin.

— (1853): Uebersicht der geognostischen Verhältnisse des Herzogthums Coburg und der anstossenden Ländertheile, als Erläuterung zur geognostischen Karte. — Z. Deutsch. geol. Ges., 5: 698—742, Taf. 15; Berlin.

— (1865): Verzeichniss der Versteinerungen im Herzogl. Naturaliencabinet zu Coburg (No. 1—4328) mit Angabe der Synonymen und Beschreibung vieler neuen Arten, sowie der letzteren Abbildung auf 30 Tafeln. 327 S., 30 Taf.; Coburg (Dietz).

Schenk, A. (1867): Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Frankens. 232 S., 45 Taf. [Text und Atlas]; Wiesbaden (C. W. Kreidel).

Schirmer, W. (1964): Geologische Untersuchungen am nördlichsten Ende der Frankenalb bei Lichtenfels. — Diplomarb. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

— (1966): Stratigraphie, Tektonik und Quartärgeschichte des Gebietes um Lichtenfels/Ofr. — Diss. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

— (1967): Stratigraphie, Tektonik und Quartärgeschichte des Gebietes um Lichtenfels/Ofr. — Geol. Bl. NO-Bayern, 17: 57—70, Taf. 3, 3 Abb., 1 Tab.; Erlangen. — [Kurzfassung der Diss.]

— (1974): Übersicht über die Lias-Gliederung im nördlichen Vorland der Frankenalb. — Z. Deutsch. geol. Ges., 125: 173—182, 2 Taf., 5 Abb.; Hannover.

— (1981): Jura der Obermainalb (Exkursion D am 23. April 1981). — Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F. 63: 23—41, 11 Abb.; Stuttgart.

Schlotheim, E. F. v. (1820): Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. LXII + 437 S., 15 Taf.; Gotha (Becker).

Schmidt-Kaler, H. & Zeiss, A. (1973): Die Juragliederung in Süddeutschland. — Geologica Bavarica, 67: 155—161; München.

Schröder, B. & Welzel, E. (1966): Exkursionsführer im Keuper der Haßberge. — Geol. Bl. NO-Bayern, 16: 139—152, 7 Abb.; Erlangen.

Schrüfer, F. Th. (1861): Ueber die Jura-Formation in Franken. — Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, 5: 57—128; Bamberg.

— (1864): Ueber den oberen Keuper und oberen Jura in Franken. — Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, 7: 1—50; Bamberg.

Schuster, M. (1936): — *In:* Bayerisches Oberbergamt, Geologische Landesuntersuchung (Hrsg.): Die nutzbaren Mineralien, Gesteine und Erden Bayerns. 2. Franken, Oberpfalz und Schwaben nördlich der Donau. XIV + 512 S., 1 Übersichtskt., 62 Abb., 25 Bildtaf., 2 Kt.taf.; München (Oldenbourg, Piloty & Loehle).

Tan, Ch. L. (1965): Dogger und Lias des Blattes Buttenheim. — Diplomarb. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

Theodori, Th. (1848): Geognostisch-petrologische Übersicht aller Abtheilungen und Schichten der Lias-Formation von Banz in Oberfranken des K. Bayern. (Erläuterungen der Sammlung auf Schloß Banz). — [Neu gedruckt in Gümbel 1891: 534—547.]

Vollrath, P. (1924): Die Transgression des Jurameeres zwischen Schwäbischer Alb und Schweizer Jura. — Cbl. Miner. Geol. Paläont., **1924:** 18—26, 53—59, 71—82, 3 Abb.; Stuttgart.

— (1928): Zur Stratigraphie des Lias α in Südwestdeutschland. — Cbl. Mineral., Geol., Paläont., **1928,** 15—30, 83—98; Stuttgart.

Wähner, F. (1886): Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias in den nordöstlichen Alpen. 3. Theil. — Beitr. Paläont. Österreich-Ungarns Orients, **4:** 135—226, Taf. 15—30; Wien.

Welzel, E. (1964): Geologie der nördl. Haßberge auf Bl. Oberlauringen. — Diplomarb. Univ. Erlangen. — [Mskr.]

Zeiss, A. (1976): Neue oder wenig bekannte Ammonitenfunde aus dem Lias Frankens. — Geol. Bl. NO-Bayern, **26:** 262—277, 2 Taf., 5 Abb.; Erlangen 1976.

Anhang: Verzeichnis der Lokalitäten

Nr.	Bezeichnung	Koordinaten rechts/hoch	Meßtischblatt	Literatur
1	Kipfendorf (eh. Tongrube)	34750/72500	5732 Sonnefeld	Gümbel 1891: 572—573. Loretz 1894: 179. Loretz 1895b: 38. Fischer 1907: 2—3. Krumbeck 1933: 322. Schuster 1936: 248. Krumbeck 1939: 49—54. Krumbeck o. J.: Mskr. Hahn 1964: 97—98, Pr. 47. Hahn 1974: 135, Pr. 24. Kessler 1973: Pr. 7.
2	Einberg (Stbr. Kieferberg)	33100/72450	5732 Sonnefeld	Credner 1860: 312—313. Loretz 1894: 179—180. Loretz 1895b: 36—37; zit. in Kessler 1973: Pr. 5.
3	Blumenrod (Stbr.)	34920/71220	5732 Sonnefeld	—
4	Oberfüllbach (eh. Stbr.)	32050/68750	5732 Sonnefeld	Gümbel 1864: 233—236. Oppel 1864: 211. Gümbel 1891: 574. Frank 1930: 152—153. Schuster 1936: 220. Kessler 1973: Pr. 3.

5	Ebersdorf (Tongrube)	33900/66100	5732 Sonnefeld	Krumbeck 1933: 312, 322. Krumbeck o. J.: Mskr. Hahn 1964: 99—101, Pr. 52. Kessler 1973: Pr. 2. Hahn 1974: 136—138, Pr. 29. Schirmer 1974: 174—176, Taf. 2.
6	Großheirath (Tongrube)	26450/61000	5831 Seßlach	Hoffmann 1967: 29, Pr. 41, 42.
7	Ziegelsdorf (eh. Tongrube)	23500/62000	5831 Seßlach	Hoffmann 1967: 29, Pr. 44.
8	Neuses a. E. (eh. Stbr.)	20500/60000	5831 Seßlach	Loretz 1895d: 8—9. Frank 1930: 155. Müller 1937: 42. Hoffmann 1967: 30, Pr. 46.
9	B. Schottenstein W	20320/58140	5831 Seßlach	Leitz 1977: Mskr., Pr. S 3.
10	B. Schottenstein NW	20700/58750	5831 Seßlach	Leitz 1977: Mskr., Pr. S 6.
11	Gleußen (Baugrube)	21660/55770	5831 Seßlach	—
12	Gleußen (Strassenanschnitt)	21610/55580	5831 Seßlach	Hoffmann 1967: 30, Pr. 47.
13	Oberbrunn (eh. Stbr.)	24060/47660	5931 Ebensfeld	Gümbel 1864: 238—240. Gümbel 1891: 549. Rüger 1924: 147. Frank 1930: 147—148. Dittmar 1932: 12—14. Kuhn 1934: 125. Schuster 1936: 248. Krumbeck 1939: 77. Krumbeck o. J.: Mskr. Kuhn 1954: 21. Janetzko & Roloff 1970: 81, Pr. 14.
14	Oberbrunn (Weganschnitt)	23870/48160	5931 Ebensfeld	Janetzko & Roloff 1970: 81, Pr. 16.
15	Döringstadt (Prallhang)	23530/49280	5931 Ebensfeld	Janetzko & Roloff 1970: 80, Pr. 12.
16	Döringstadt (Keller)	24360/49050	5931 Ebensfeld	Janetzko & Roloff 1970: 80, Pr. 13.
17	B. Ebensfeld	26320/47290	5931 Ebensfeld	Janetzko & Roloff 1970: 15, Abb. 2; 73, Pr. 10.
18	Lichtenfels (Grünewaldstr. 18—20)	33350/56210	5832 Lichtenfels	Schirmer 1966: Pr. A 90+96; zit. in Kessler 1973: Pr. 10 + 11 (benachbarte Profile).
19	Krappenberg (eh. Stbr.)	Lage nicht bekannt	5832 Lichtenfels	Gümbel 1864: 232—233; zit. in Kessler 1973: Pr. 15 (Koordinaten unzutreffend). ?Rüger 1924: 147.
20	Klosterlangheim (eh. Stbr.)	36830/53720	5832 Lichtenfels	?Gümbel 1891: 553; zit. in Kessler 1973: Pr. 14 (Taf. 6). Schirmer 1966: Pr. A 104. Kessler 1973: Pr. 13.

21	Roth SW (eh. Stbr.)	38500/52780	5832 Lichtenfels	Schirmer 1966: Pr. A 110/3; zit. in Kessler 1973: Pr. 22.
22	Roth SE (Kanalgraben)	keine Angabe	5832 Lichtenfels	Schirmer 1966: Pr. A 112.
23	Hochstadt a. M. (Steilhang)	39980/58010	5832 Lichtenfels	Gümbel 1891: 553.
24	Zapfendorf (eh. Stbr. im Maßtafer Holz)	24820/43950	5931 Ebensfeld	Frank 1930: 145. Schuster 1936: 17. Krumbeck 1939: 78. Janetzko & Roloff 1970: 77, Pr. 4.
25	Kirchschletten (eh. Stbr.)	26680/42730	5931 Ebensfeld	Janetzko & Roloff 1970: 22.
26	Sassendorf (Schlucht)	25030/39940	6031 Bamberg N	Koschel 1970: 145, Pr. 13.
27	Sassendorf (eh. Stbr.)	23560/40160	6031 Bamberg N	Gümbel 1864: 240—241. Rüger 1924: 148—149. Frank 1930: 151. Kuhn 1934a: 120—121. Kuhn 1934b: 12—13. Krumbeck 1939: 80—82. Krumbeck o. J.: Mskr. Salger 1959: 86. Koschel 1970: 144, Pr. 10.
28	Zückshut (Weganschnitt)	24330/37480	6031 Bamberg N	Koschel 1970: 148, Pr. 17; nahebei: Frank 1930: 152.
29	Kunigundenruh (Straßeneinschnitt)	25100/30230	6031 Bamberg N	Krisl 1978: 44—54.
30	Hauptsmoorwald (?Weidengraben)	keine Angabe 27500/28880	6131 Bamberg S	Kuhn 1933: 11—12. ?Kuhn 1950: 8.
31	Röthgraben	27100/28000	6131 Bamberg S	Lang 1970: 34.
32	B. Geisfeld E	29930/27640	6132 Buttenheim	Meyer 1979: 19, Abb. 11; 123—124, Pr. 2.
33	Strullendorf (eh. Steinbrüche im Tiergartenholz)	heutige Aufschlüsse: 26600/24270 26930/24030	6131 Bamberg S	Gümbel 1864: 227—230; zit. in Rüger 1924: 144. Schenk 1867: 199. Gümbel 1891: 518; zit. in Rüger 1924: 143. Rüger 1924: 144—145. Frank 1930: 144. Kuhn 1933: 9—11. Kuhn 1934c: 123—124. Krumbeck 1939: 88—89 (kompiliert; zit. in Lang 1970: 29—30). Krumbeck o. J.: Mskr. Kuhn 1949: 177—178. Schirmer 1964: 109—111, Pr. 4+5.
34	S. Amlingstadt (Bachriß)	28320/23260	6132 Buttenheim	Meyer 1979: 19, Abb. 11, u. S. 20.
35	Hirschaid-Friesen (Einschnitt)	28450/21750	6132 Buttenheim	Meyer 1979: 118.

36	Hirschaid E (eh. Stbr.)	28700/21280	6132 Buttenheim	Kuhn 1955a: 127. Meyer 1979: 118.
37	Schnaid-Jungenhofen (Anschnitt)	22700/15150	6231 Adelsdorf	—
38	Mainberg W (eh. Stbr. im Kammerholz)	21640/20030	6131 Bamberg S	Kuhn 1934c: 120—121.
39	Mainberg E (eh. Stbr.)	23660/20900	6131 Bamberg S	?Krumbeck 1933: 330—331. ?Kuhn 1934c: 120.
40	Mainberg E (eh. Stbr. im Fuchsschlag)	24240/20730	6131 Bamberg S	Lang 1970: 33—34; nahebei: Lang 1970: 33.
41	Distelberg (eh. Stbr.)	20040/23120	6131 Bamberg S	Schrüfer 1861: 12; zit. in Kuhn 1934b: 7—8. Kuhn 1934c: 122; zit. in Kuhn 1949: 176—177.
42	Distelberg (Steilhang)	20500/23060	6131 Bamberg S	Kuhn 1949: 176. ?Schuster 1936: 220.
43	Rothof bei Bamberg	verschiedene ohne genaue Lageangabe	6131 Bamberg S	Krumbeck 1936: 39. Kuhn 1958: 22. Lang 1970: 26.
44	Kreuzberg b. Hallstadt	ohne genaue Lageangabe	6031 Bamberg N	Kuhn 1959: 82.
45	Losbergsgereuth	16500/49700	5930 Ebern	Müller 1937: 41—42. Janetzko & Roloff 1970: 80, Pr. 11.
46	Lichtenstein	13440/57050	5830 Pfarrweisach	Bloos 1979: 14.
47	Altenstein	11450/60140	5830 Pfarrweisach	Bloos 1979: 10.
48	Tonberg bei Muggenbach (Tongrube)	13600/65500	5730 Heldburg	Beyschlag 1895: 31.
49	Witzmannsberg (eh. Stbr.)	Lage nicht bekannt	5731 Coburg	Gümbel 1864: 230—232; vgl. Gümbel 1891: 533 (andere Lokalität).
50	Sonnefeld (Straßenanschnitt)	38860/65970	5732 Sonnefeld	—
51	NW Krappenroth (Rutschhang)	37200/57760	5832 Lichtenfels	—

Anmerkung: Die Schichtfolge von Profil 51 entspricht weitgehend der von Hochstadt a. M. (Profil 23).

Anschrift des Verfassers:

Dr. G. Bloos, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Tafel 1

Fig. 1. *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT), Sohlbank, Tongrube Kipfendorf. Leg. FISCHER 1908. Lobenlinie vgl. Abb. 7, Mitte. NMC Nr. 9026. — x 1.

Fig. 2. *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT), Lesestück (nicht aus Sohlbank), Steinbruch SW Oberbrunn. Leg. DITTMAR um 1930. Orig. zu W. LANGE 1931: 365, Fußnote 15. Lobenlinie vgl. Abb. 7, unten. IPE Nr. N 100. — x 1.

Fig. 3. *Psiloceras* cf. *psilonotum* (QUENSTEDT), Krappenberg bei Lichtenfels, feinkörniger Sandstein 1 m über Sohlbank. Orig. zu GÜMBEL 1864: 232 („*Ammonites Johnstoni*" aus Schicht 5). BSM Nr. As I 839. — x 1.

Fig. 4. *Psiloceras* cf. *plicatulum* (QUENSTEDT), Krappenberg bei Lichtenfels, feinkörniger Sandstein 1 m über Sohlbank. Orig. zu GÜMBEL 1864: 232 („*Ammonites Johnstoni*" aus Schicht 5). BSM Nr. 1933 V 49. — x 1.

Fig. 5. *Psiloceras* sp., Prägesteinkern (Abdruck) in Karbonatkonkretion (Lesestein), wahrscheinlich aus Tonstein zwischen Sohlbank und Ebersdorfer Horizont. Lobenlinie vgl. Abb. 7, oben. SMNS 26284. — x 1.

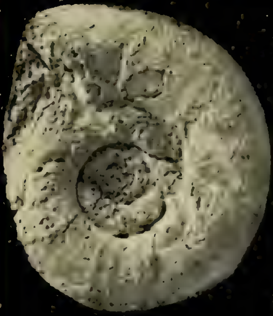
Fig. 6. *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp. (Holotypus). Ebersdorfer oder Kipfendorfer Horizont, Tongrube Kipfendorf. Lobenlinie vgl. Abb. 10 b. NMC Nr. 8082. — x 1.

Fig. 7. *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp., Ebersdorfer oder Kipfendorfer Horizont, Tongrube Kipfendorf. Lobenlinie vgl. Abb. 10 a. NMC Nr. 9019. — x 1.

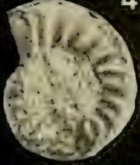
Fig. 8. *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp., Wohnkammerfragment, Ebersdorfer Horizont, Tongrube Ziegelsdorf. SMNS Nr. 25285. — x 1.

Fig. 9. *Psiloceras (Caloceras) franconicum* n. sp. Basis des Ebersdorfer Horizonts, Abdruck an der Unterseite eines Sandsteinbänkchens. Abgebildet ist der Ausguß mit Silikonkautschuk. Tongrube Ebersdorf. Geschenk des Finders Dr. F. MARTIN, Kronach. SMNS Nr. 26466. — x 1.

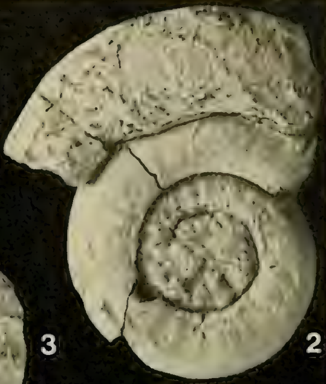
Fig. 10. *Psiloceras (Caloceras)* cf. *franconicum*, dichter berippt als die Art s. str. Ohne Angabe von Fundort und Fundhorizont, nach der Erhaltung Tongrube Kipfendorf. Coll. RÜHLE VON LILIENSTERN. MNHB Nr. MB.-C. 544. — x 1.



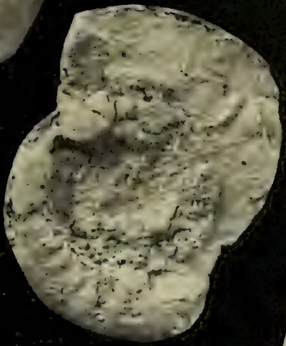
1



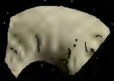
4



2

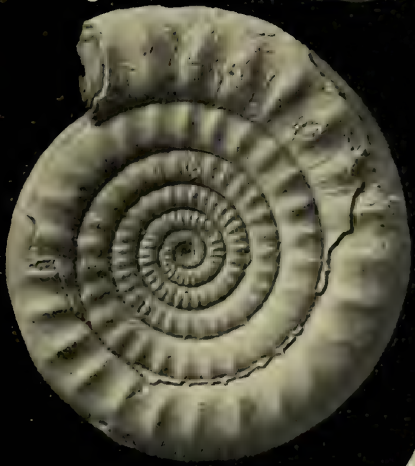


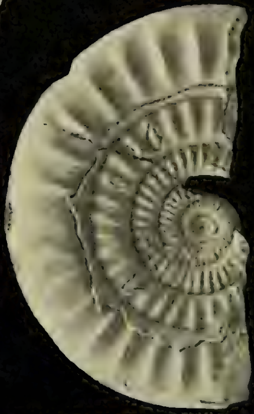
3



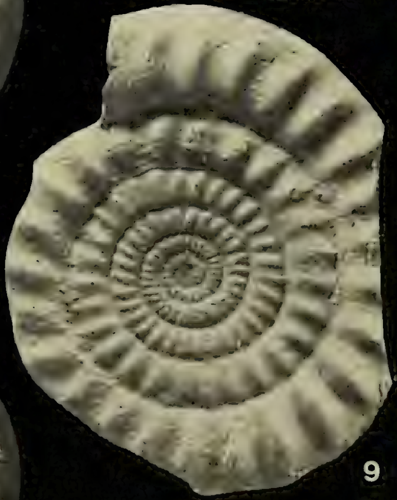
5

6



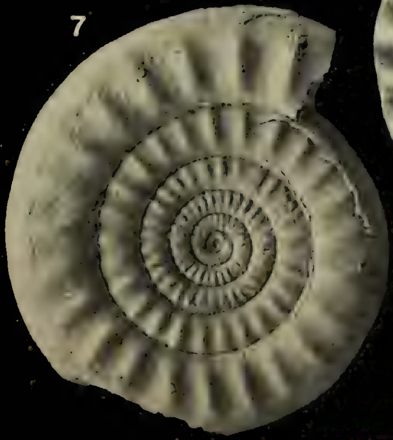


10



9

7



8

Tafel 2

Fig. 1. *Psiloceras (Curviceras)* ex gr. *harpoptychum* Holland, „Bank IV" (Kipfendorfer Horizont), Tongrube Kipfendorf. Orig. zu „*Psiloceras (Caloceras) torus stenogastor* W. Lange" in Zeiss 1976: 263. Leg. Krumbeck. Lobenlinie vgl. Abb. 11 b. IPE Nr. N 104. — x 1.

Fig. 2. *Psiloceras (Curviceras)* ex gr. *harpoptychum* Holland, Ebersdorfer oder Kipfendorfer Horizont, Tongrube Kipfendorf. Externteil der letzten Windungshälfte zerstört. Lobenlinien vgl. Abb. 11 c—d. NMC Nr. 13160. — x 1.

Fig. 3. *Psiloceras (Curviceras)* ex gr. *harpoptychum* Holland, wie Fig. 2. Lobenlinie vgl. Abb. 11a. NMC Nr. 13159. — x 1.

Fig. 4. *Psiloceras (Curviceras)* ex gr. *harpoptychum* Holland, wie Fig. 2. Lobenlinie vgl. Abb. 11g. NMC Nr. 13162. — x 1.

Fig. 5. *Psiloceras (Curviceras)* ex. gr. *harpoptychum* Holland, wie Fig. 2. Lobenlinie vgl. Abb. 11e, f. NMC Nr. 13161. — x 1.

Fig. 6. *Psiloceras (Curviceras)* sp., Ebersdorfer Horizont, Tongrube Großheirath. Lobenlinie vgl. Abb. 12. SMNS Nr. 26286. — x 1.

Fig. 7. *Psiloceras (Curviceras)* sp. indet. (Ausguß des Abdrucks mit Silikonkautschuk), Ebersdorfer Horizont, Tongrube Großheirath. SMNS Nr. 26287. — x 1.

Fig. 8. *Psiloceras (Curviceras)* sp. indet. (Ausguß des Abdrucks mit Silikonkautschuk), Ebersdorfer Horizont, Tongrube Ziegelsdorf. SMNS Nr. 26288/1. — x 1.

Fig. 9. *Psiloceras (Curviceras)* sp. indet., Ebersdorfer Horizont, Tongrube Großheirath. Lobenlinie vgl. Abb. 13. SMNS 26289. — x 1.

Fig. 10. *Psiloceras (Curviceras)* sp. indet., Ebersdorfer Horizont, Tongrube Ziegelsdorf. SMNS 26290. — x 1.

Fig. 11. *Storthoceras (Megastomoceras)* sp., Ebersdorfer Horizont, Tongrube Ziegelsdorf. SMNS Nr. 26292/1. — x 1.

Fig. 12. *Storthoceras (Megastomoceras)* sp., Ebersdorfer Horizont, Tongrube Ziegelsdorf. SMNS Nr. 26292/2.

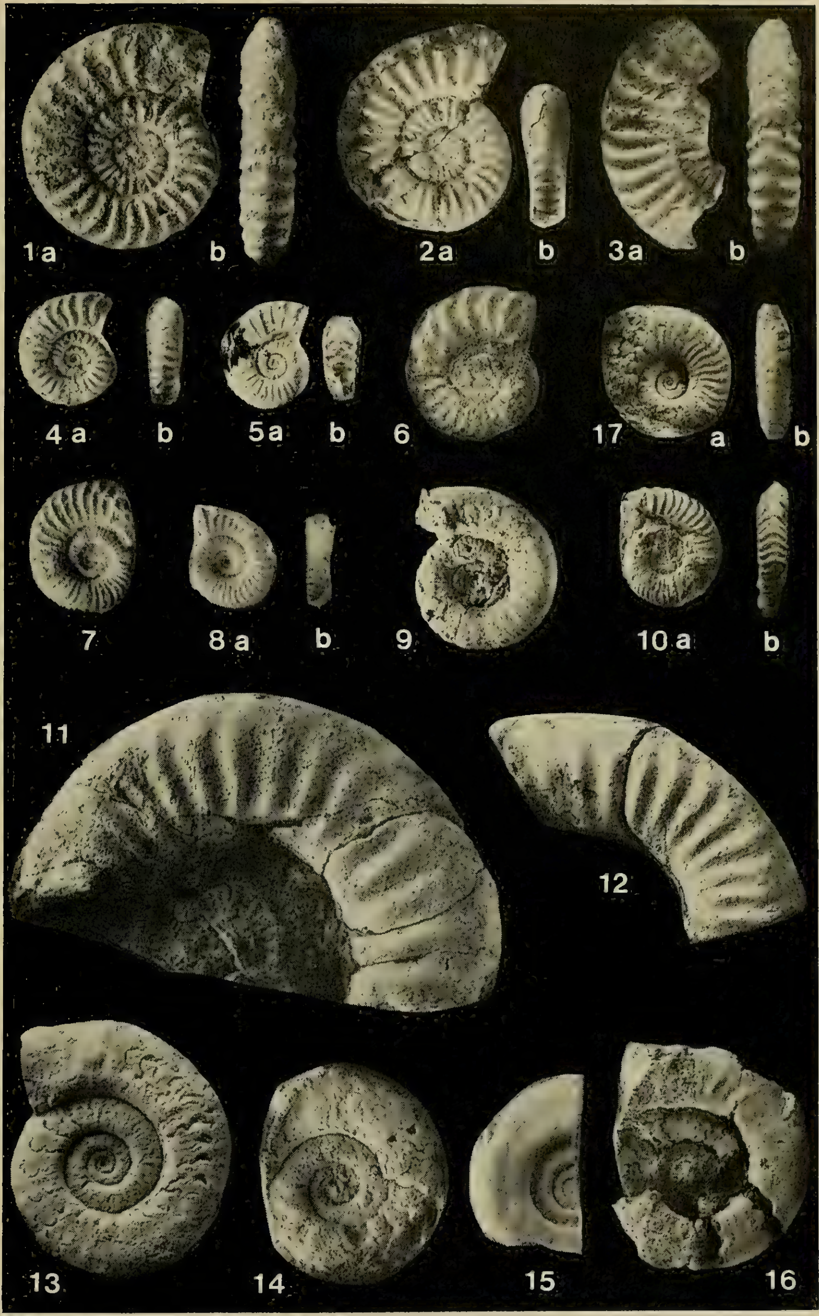
Fig. 13. *Psilophyllites hagenowi* (Dunker), Illenschwang (Hesselberggebiet). Leg. D. Müller 1963. Orig. zu Jahnel 1970: Taf. 1, Fig. 2. Lobenlinie vgl. Abb. 14 a. BSM Nr. 1970 II 4. — x 1.

Fig. 14. *Psilophyllites* sp., umgelagert in Oberbrunner Bank, Steinbruch SW Oberbrunn. Lobenlinie vgl. Abb. 14 b. Orig. zu Zeiss 1976: 264 („*Neophyllites* sp., cf. *langei*"). IPE Nr. N 101. — x 1.

Fig. 15. *Psilophyllites hagenowi* (Dunker), Ausguß des Abdrucks mit Silikonkautschuk, Lesefund E Altenstein (vgl. Bloos 1979: 10). Institut für Geologie der Ruhr-Universität Bochum. — x 1.

Fig. 16. *Psilophyllites hagenowi* (Dunker), Lesefund aus dem Sassendorfer Horizont, Rothof W Bamberg. Leg. Raith 1934. Orig. zu O. Kuhn 1935: 13, Taf. 1, Fig. 1 (Holotypus zu *Psilophyllites langei* O. Kuhn 1935). Lobenlinie vgl. Abb. 14 c. BSM Nr. 1934 I 17. — x 1.

Fig. 17. (?) Psiloceratidae, gen. et sp. indet., oxydierter Pyritsteinkern in mittelkörnigem, gelbem Sandstein. Nach Etikett „Lias, Gegend von Coburg". Lobenlinie vgl. Abb. 16. GPIG Nr. 832—4. — x 1.


1a
b
2a
b
3a
b
4 a
b
5a
b
6
17
a
b
7
8 a
b
9
10 a
b
11
12
13
14
15
16

Tafel 3

Fig. 1. *Schlotheimia phobetica* W. Lange, Sassendorfer Horizont, Mainberg (Steinbruch im Kammerholz). SMNS Nr. 26296. — x 1.

Fig. 2. *Schlotheimia angulosa* cf. *oligoptycha* W. Lange, Oberer Sassendorfer Horizont, Steinbruch Sassendorf. SMNS Nr. 26297. — x 1.

Fig. 3. *Schlotheimia* cf. *angulosa* W. Lange, Oberer Sassendorfer Horizont, Steinbruch Sassendorf. SMNS Nr. 26298. — x 1.

Fig. 4. *Schlotheimia phobetica* W. Lange, Oberer Sassendorfer Horizont, Steinbruch Sassendorf. SMNS Nr. 26294/1. — x 1.

Fig. 5. *Schlotheimia phobetica* W. Lange, Oberer Sassendorfer Horizont („Hauptmuschelbank“ laut Etikett), Steinbruch Sassendorf. Leg. Krumbeck. IPE Nr. N 107. — x 1.

Fig. 6. *Schlotheimia* ex gr. *phobetica* W. Lange (verdrückt), Oberer Sassendorfer Horizont, Steinbruch Sassendorf. Orig. zu O. Kuhn 1935: 14, Taf. 1, Fig. 2 („*Schlotheimia stenorhyncha*“ bzw. 1935: 17 „*Schlotheimia* ex aff. *stenorhyncha*“). Leg. O. Kuhn 1933. Lobenlinie vgl. Abb. 15 a. BSM Nr. As I 841. — x 1.

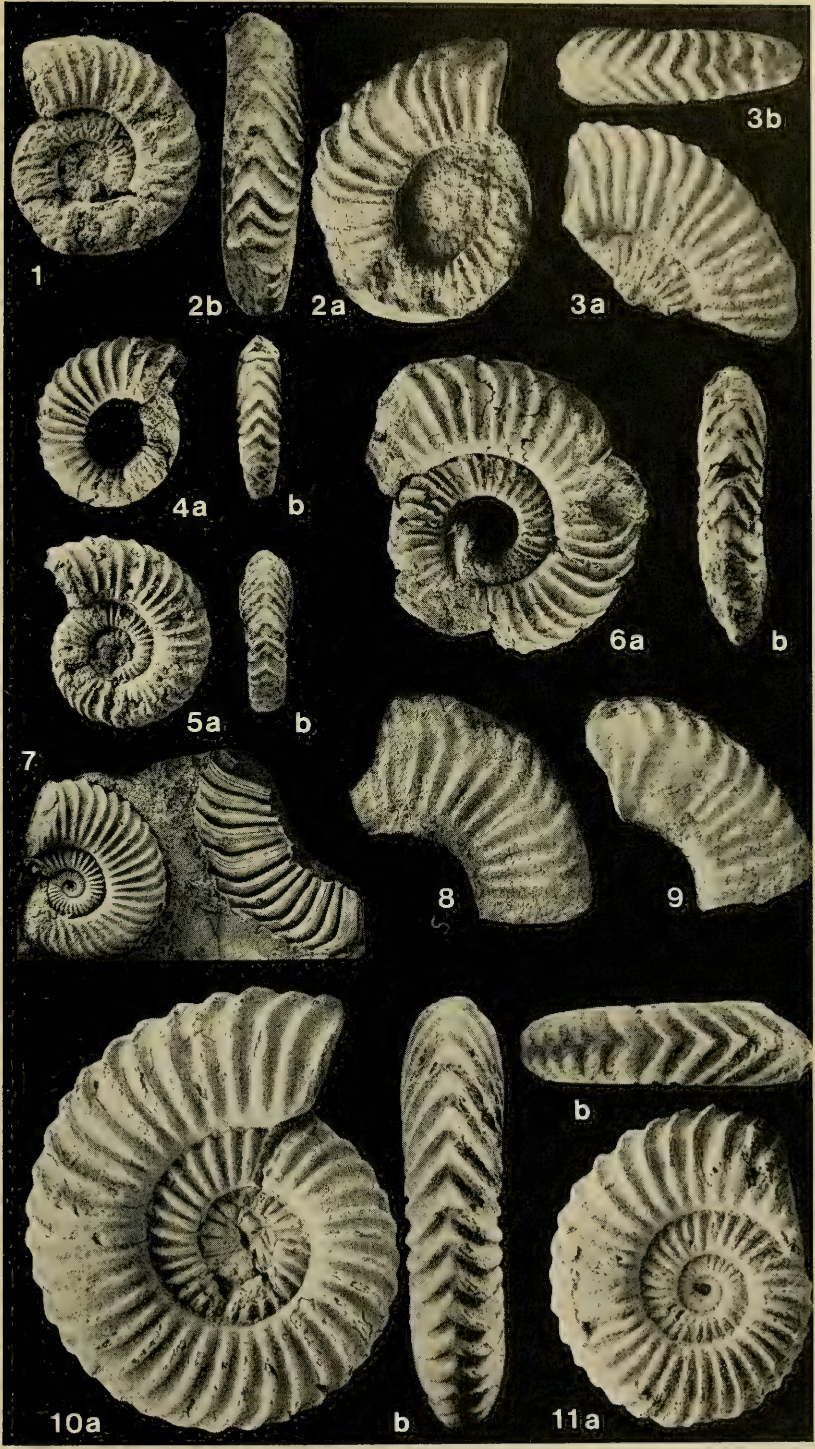
Fig. 7. *Schlotheimia tenuis* W. Lange, Oberer Sassendorfer Horizont, Steinbruch Sassendorf. Rechts daneben Abdruck von *Schlotheimia angulosa* s. l. Naturkunde-Museum Bamberg. — x 1.

Fig. 8. *Schlotheimia* ex gr. *complanata* v. Koenen, Oberer Sassendorfer Horizont, Steinbruch Sassendorf. Fund aus dem letzten Jahrhundert (mit Etikett des Königl. Bayer. Oberbergamts). IPE Nr. N 108. — x 1.

Fig. 9. Wie Fig. 8. IPE Nr. 109. — x 1.

Fig. 10. *Schlotheimia angulosa* W. Lange (Variante B), Schalenexemplar aus einer Konkretion, Fundort und Fundhorizont unbekannt („aus dem Coburgischen“). Coll. v. Schlotheim. MNHB Nr. MB.-C. 547.2. — x 1.

Fig. 11. Wie Fig. 10. MNHB Nr. MB.-C. 547.1. — x 1.


1
2b
2a
3b
3a
4a
b
6a
b
5a
b
7
8
9
b
10a
b
11a

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 79	10 S.	Stuttgart, 15. 11. 1981

SMITHSONIAN
MAY 10 1983
LIBRARIES

Die Spinnenfamilie Hersiliidae in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae)

The Spider Family Hersiliidae in Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Araneae)

Von Wolfgang Schawaller[1]), Ludwigsburg

Mit 8 Abbildungen und 2 Tabellen

Summary

The first specimen of the spider family Hersiliidae from the Dominican amber is presented. It is the first fossil record of the genus *Tama*. A naming of the species has to be refrained from: The identity or non-identity of the fossil with Recent species is not examinable because of the insufficient documentation of the Recent species.

The Hersiliids of the Baltic, Mexican (Chiapas), and Dominican ambers in actual knowledge are different from one another on the genus level, no genus occurs in more than one of these ambers. The monophyly of these „genera“, however, is not proved.

Morphological structures of the spinnerets and details of the tarsi of the new fossil testify that the biology was similar to that of Recent *Tama* species.

Zusammenfassung

Das erste Exemplar der Spinnenfamilie Hersiliidae aus Dominikanischem Bernstein wird dargestellt. Dabei handelt es sich um den ersten fossilen Nachweis der Gattung *Tama*. Auf eine Artbenennung muß verzichtet werden: Die Identität oder Nichtidentität des Fossil mit rezenten Arten ist wegen unzureichender Dokumentation der Rezenten nicht überprüfbar.

Die Hersiliiden des Baltischen, Mexikanischen (Chiapas) und Dominikanischen Bernsteins sind nach jetziger Kenntnis voneinander verschieden, keine Gattung kommt in mehreren Bernsteinen zugleich vor. Die Monophylie dieser „Gattungen“ ist indes noch nicht bewiesen.

Morphologische Strukturen an den Spinnwarzen und Details der Tarsen des neuen Fossils zeugen für eine Lebensweise, die derjenigen rezenter *Tama*-Arten entsprochen hat.

---

[1]) Bernstein-Arachnida Nr. 10. — Nr. 9: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 77: 1—10 (1981). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Die bekannten Fossilien der Familie Hersiliidae 2
3. Die neue Inkluse aus Dominikanischem Bernstein 3
   3.1. Beschreibung 3
   3.2. Beziehungen und Problematik der Artendefinition 7
   3.3. Rückschlüsse 9
4. Literatur 10

1. Einleitung

Erst kürzlich wurde eine Familien-Übersicht des umfangreichen Spinnenmaterials unserer Museumssammlung aus Dominikanischem Bernstein vorgelegt (Schawaller 1981), wobei ich 22 Familien in diesem fossilen Harz nachweisen konnte. Eine detailliertere Untersuchung dieser Inklusen wird bei Ausschöpfung der vielen Rückschluß-Möglichkeiten, die die Bernstein-Einbettung bietet, längere Zeit dauern. Aus unserer Spinnensammlung ist bislang erst ein ♂ der Familie Thomisidae näher dokumentiert (Ono 1981).

Die vorliegende Arbeit präsentiert das derzeit einzige Exemplar der Familie Hersiliidae. Diese Inkluse wurde für eine eingehendere Untersuchung zunächst ausgewählt, weil diese Spinnenfamilie relativ artenarm ist und damit taxonomisch leichter überschaubar schien. Dennoch ergaben sich bei der artlichen Zuordnung des Fossils innerhalb der Gattung *Tama* Schwierigkeiten, vor allem wegen ungenügender systematischer Kenntnis der Rezenten.

Inklusen dieser Familie sind auch aus Mexikanischem (Petrunkevitch 1963, 1971) und Baltischem Bernstein (Koch & Berendt 1854, Menge 1869) publiziert worden, womit Möglichkeiten für Vergleiche gegeben sind. Gegenüber diesen Tieren weist das neue Exemplar aus Dominikanischem Bernstein deutliche morphologische Unterschiede auf und gehört einer ganz anderen Gattung an, von der bisher noch keine Fossilien vorlagen.

Dank

Dr. M. Grasshoff, Senckenberg-Museum Frankfurt (SMF) und Dr. N. L. Platnick, American Museum of Natural History New York (AMNH) schickten mir rezentes *Tama*-Material zu Vergleichszwecken; Dr. D. Schlee gab Anmerkungen zum Manuskript. Für deren Hilfe danke ich vielmals auch an dieser Stelle.

2. Die bekannten Fossilien der Familie Hersiliidae

Baltischer Bernstein

Hersilia miranda Koch & Berendt 1854: S. 50 + Taf. 27, Abb. 147.
Gerdia myura Menge 1869: S. 8 + Abb. A—C.

Mexikanischer Bernstein

Fictotama extincta Petrunkevitch 1963: S. 11 + Taf. 2, Abb. G + Abb. 18—27.
Prototama succinea Petrunkevitch 1971: S. 4 + Taf. 1, Abb. A + Abb. 1—12.
Priscotama antiqua Petrunkevitch 1971: S. 10 + Abb. 13—28.
Perturbator corniger Petrunkevitch 1971: S. 14 + Taf. 1, Abb. C + Abb. 29—41.

Dominikanischer Bernstein

Tama sp. SCHAWALLER 1981: in vorliegender Arbeit.

3. Die neue Inkluse aus Dominikanischem Bernstein

Tama sp.

Abb. 1—6

3.1. Beschreibung

Material: Jungtier (subadultes ♀?) aus Dominikanischem Bernstein, aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-3307-M-1 (Abb. 1).

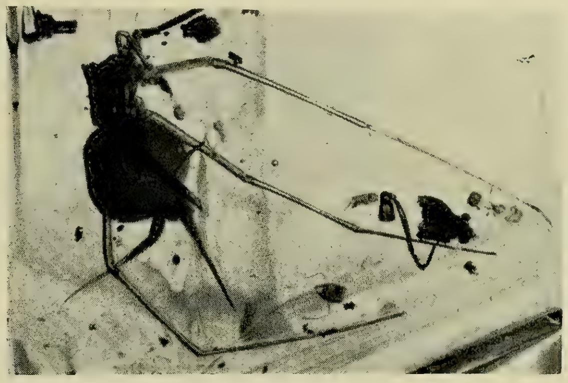


Abb. 1. *Tama* sp. aus Dominikanischem Bernstein.
Gesamtansicht der Inkluse von schräg lateral. — Körperlänge: ca. 6 mm ohne Spinnwarzen.

Abkürzungen:

VSA:	Vordere Seiten-Augen	VS:	Vordere Spinnwarzen
HSA:	Hintere Seiten-Augen	MS:	Mittlere Spinnwarzen
VMA:	Vordere Mittel-Augen	HS:	Hintere Spinnwarzen
HMA:	Hintere Mittel-Augen		

Prosoma (Abb. 6). — Nicht komplett erhalten, rechte Hälfte dorsal eingebeult und verwittert. Carapax-Form wie in der Gattung üblich (Abb. 7). Augen auf gemeinsamem Augenhügel: $VSA < HSA < VMA = HMA$ $(2 < 2{,}5 < 3 = 3)$. Grundbeborstung spärlich, auf der basalen Seitenregion dichter. Zwischen den Mittelaugen (nur zwei erhalten, vgl. Abb. 6) vier längere, spitze Borsten.

Cheliceren (Abb. 5). — Etwa 2× so lang wie an der Basis breit. Innenseite eben (bei 200facher Vergrößerung keine Oberflächenskulptur erkennbar), distad mit zunehmend längerer Behaarung. Innenrand mit drei spitzen Zähnen, der basale Zahn etwas größer als die zwei distalen. Giftklauen ohne Besonderheiten.

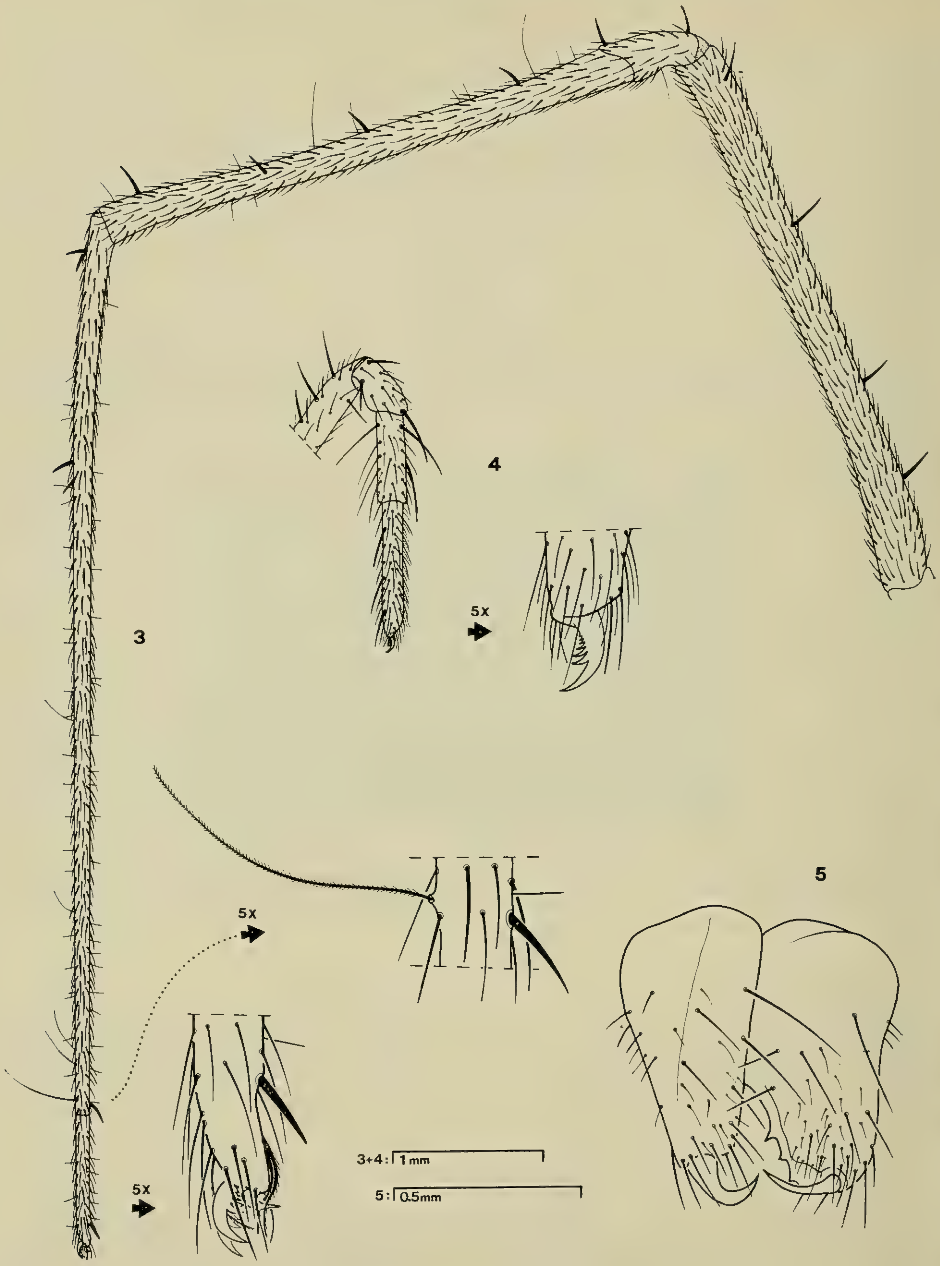


Abb. 3—5. *Tama* sp. aus Dominikanischem Bernstein.
3: Rechtes Bein IV von prolateral in Planlage. — Insets: Details der Tarsenspitze und Details der Beborstung. — 4: Linker Pedipalpus; Tarsus und Tibia von prolateral in Planlage, Femur und Patella in Schräglage. — Inset: Details der Tarsenspitze. — 5: Cheliceren von schräg frontal; Innenansicht der linken Chelicere in Planlage.

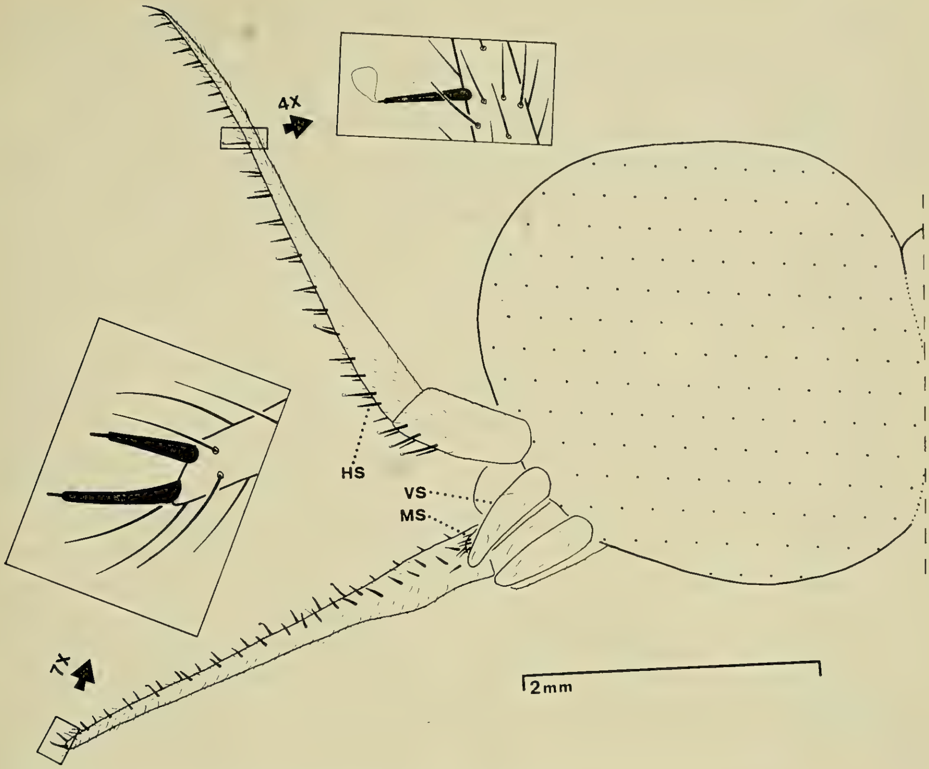


Abb. 2. *Tama* sp. aus Dominikanischem Bernstein.
Opisthosoma mit Spinnwarzen von schräg rechts unten; Opisthosoma schematisch und ohne Grundbeborstung; die nach oben ragende (rechte) Spinnwarze genau in Planlage von lateral. — Inset oben: Einzelne Spinnspule der hinteren Spinnwarze mit ausgetretenem, denaturierten Spinnsekret (vgl. S. 7). — Inset unten: Spitze der hinteren Spinnwarze mit zwei Endspulen.

Pedipalpus (Abb. 4). — Längenmaße vgl. Tab. 1. Tarsus 1,5× länger als Tibia. Femur dorsal in der distalen Hälfte mit 3; Patella dorsal mit 2, ventral mit 1; Tibia dorsal mit 2; Tarsus ventral mit 3 Dornen. Alle Abschnitte zusätzlich mit Grundbeborstung, die zur Palpen-Spitze hin dichter wird, alle Borsten spitz und nicht modifiziert. Keine Trichobothrien vorhanden. Zwei Klauen, diese mit je 6 Zähnen; die distalen drei Zähne größer und deutlicher als die basalen drei (Inset in Abb. 4). Tarsus nicht so verdickt wie bei rezenten subadulten *Tama*-♂ vergleichbaren Entwicklungsstadiums, deshalb handelt es sich bei der Inkluse wahrscheinlich um ein subadultes ♀.

Laufbeine (Abb. 3). — Längenmaße vgl. Tab. 1. Beide Laufbeine I nicht komplett erhalten. Bein III sehr kurz; Bein II 3,2× länger, Bein IV 2,6× länger als Bein III. Alle Metatarsi einfach, nicht mehrgliedrig. — Bein I: Femur 4, Patella 2, Tibia 6 Dorne, Metatarsus und Tarsus fehlt. — Bein II: Femur 4, Patella 2, Tibia 5, Metatarsus 5 Dorne, Tarsus 1 Dorn. — Bein III: Femur/Tibia = 1,6, Femur/Metatarsus = 1,6. Femur 2, Patella 2, Tibia 3 Dorne, Metatarsus

1 Dorn, Tarsus 0 Dorne. — Bein IV: Femur/Tibia = 1,1, Femur/Metatarsus = 0,7. Bedornung in Abb. 3 teilweise verdeckt: Femur 5, Patella 2, Tibia 5, Metatarsus 6 Dorne, Tarsus 1 Dorn. Tibia und Metatarsus dorsal mit unterschiedlich langen Trichobothrien (Position in Abb. 3), die längeren Trichobothrien erkennbar gefiedert. Tibia, Metatarsus und Tarsus zusätzlich zur gleichmäßigen Grundbeborstung mit zahlreichen abstehenden Sinneshaaren, diese niemals gefiedert sowie kürzer und dünner als die Trichobothrien. Details (Dorn, gefiedertes Trichobothrium, Sinneshaar und Grundbeborstung) vgl. Inset in Abb. 3. Tarsalspitze ventral mit vier einseitig gefiederten Borsten. Drei Klauen, die zwei oberen jeweils mit fünf basalwärts kleiner werdenden Zähnen, die untere einfach (Inset in Abb. 3).

Opisthosoma (Abb. 2). — Form ballonförmig rund, mit feiner und gleichmäßiger Grundbeborstung. Zeichnungsmuster nicht erkennbar (Farberhaltung ist bei Bernsteininklusen nur ausnahmsweise bekannt!). — Drei Paar Spinnwarzen mit Grundbeborstung wie auf dem Opisthosoma: VS eingliedrig, ca. 0,7 mm lang; keine Spinnspulen erkennbar, da Oberfläche mit milchigem Belag bedeckt. MS zwischen VS und HS versteckt, kürzer als VS; Spitze mit ca. 5 kräftigen Spinnspulen ähnlich denen der HS. HS länger als Opisthosoma, zweigliedrig, letztes Glied (Länge ca. 3 mm) etwa 4× länger als Grundglied (Länge ca. 0,75 mm); Grundglied distal auf der Innenseite mit 3 Paar Spinnspulen in zwei Längsreihen, letztes Glied mit zahlreichen ebensolchen Spinnspulen auf der Innenseite in zwei undeutlichen Längsreihen, Spitze des letzten Gliedes endet in 2 Spinnspulen (Inset in Abb. 2); Spinnspulen lang zylindrisch mit schmälerem kurzen Aufsatz, bei manchen Spulen ist ein Sekrettropfen ausgetreten (Inset in Abb. 2).

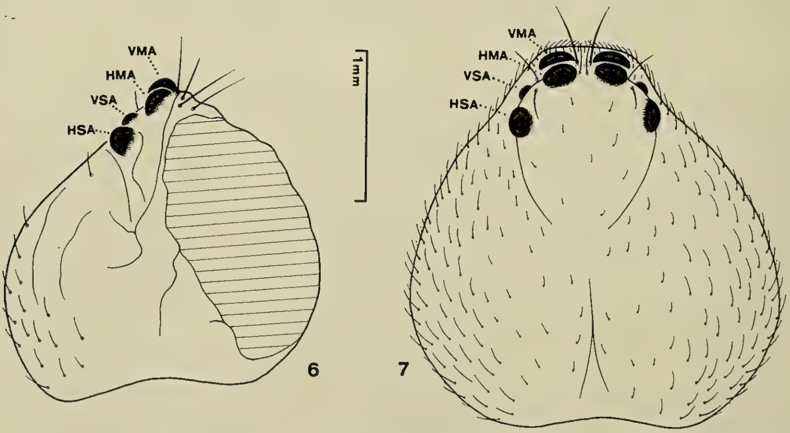


Abb. 6—7. *Tama* sp. aus Dominikanischem Bernstein und rezentes Vergleichsmaterial. 6: *Tama* sp. aus Dominikanischem Bernstein; Prosoma von dorsal; rechte Hälfte (schraffiert) eingebeult und verwittert.— 7: *Tama „forcipata“* aus El Salvador; Prosoma von dorsal.

Die aus den Spulen ausgetretenen Tropfen sind wahrscheinlich denaturierte Spinnsekrete, die beim lebenden Tier einen Spinnfaden bilden. Die Ausformung der Spinnspulen mit langstieligem Sockel und schmaler, röhrenförmig verlängerter Spitze erlaubt — im Vergleich mit rezenten Spinnen — Rückschlüsse auf die Konsistenz des Spinnfadens: Bei diesem Spulentyp tritt der Spinnfaden bereits erhärtet an die Luft aus, um der mechanischen Beanspruchung beim Beutefang gerecht werden zu können. Die Alternative wäre ein Spinnfaden, der erst beim Austritt aus der Spule erhärtet und mehr eine Klebfunktion hat.

	Pedipalpus	Bein I	Bein II	Bein III	Bein IV
Femur	?	0,53	0,54	0,23	0,43
Patella	0,04	0,09	0,07	0,03	0,05
Tibia	0,07	0,46	0,51	0,14	0,37
Metatarsus	—	?	0,71	0,14	0,62
Tarsus	0,11	?	0,09	0,06	0,07
Gesamtlänge	?	?	1,92	0,60	1,54

Tab. 1. *Tama* sp. aus Dominikanischem Bernstein. Längenmaße der Extremitäten in [mm].

3.2. Beziehungen und Problematik der Artendefinition

Die Familie Hersiliidae umfaßt bislang neun Gattungen, die Petrunkevitch (1971) in einer Bestimmungstabelle aufschlüsselt. Dabei handelt es sich wahrscheinlich z. T. lediglich um nominelle Gruppen und nicht um monophyletische Gattungen im phylogenetischen Sinn, denn die Trennung gründet sich nicht auf Synapomorphien. Eine moderne Familienrevision mit Erstellung eines begründeten Dendrogramms wäre wünschenswert. Erst wenn ein solches Dendrogramm an Rezenten erarbeitet ist, lassen sich Fossilien zweifelsfrei einordnen. Nach bisheriger Kenntnis (Tabelle in Petrunkevitch 1971: 3) gehört die Inkluse aus Dominikanischem Bernstein in die Gattung *Tama*, dafür sprechen folgende Merkmale (Reihenfolge ohne Wertung):

1. Alle Metatarsi einfach, nicht mehrgliedrig.
2. Drittes Beinpaar bedeutend kürzer als die anderen.
3. Hintere Spinnwarzen zweigliedrig, länger als Opisthosoma. Letztes Glied der hinteren Spinnwarzen 4× so lang wie das basale.
4. Acht Augen, VMA so groß wie HMA.
5. Carapax ohne Horn (? Artefakt bei der Gattung *Perturbator* aus Mexikanischem Bernstein).

Von dieser größten Hersiliiden-Gattung sind bislang noch keine Fossilien bekannt, dagegen sind andere „Gattungen“ fossil nachgewiesen (Tab. 2). Die Gattung *Tama* ist rezent im gesamten Tropengürtel der Erde (Zentral- und Südamerika, Afrika, Ceylon, Sumatra, Australien) verbreitet. Insgesamt sind allein aus Amerika sieben *Tama*-„Arten“ publiziert (Aufstellung in Mello-Leitao 1928), deren Beschreibungen — meist ohne Abbildungen — jedoch für eine Kennzeichnung und für eine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen ungenügend sind. Bei den nominellen Arten anderer Herkunft sind die Verhältnisse ähnlich.

Da also eine zuverlässige Definition der schon beschriebenen Arten fehlt, erscheint es unmöglich, die für die Fossilienzuordnung und -Benennung notwendige Frage zu entscheiden: Ist das Fossil identisch mit einer schon beschriebenen Art, oder muß es als neue Art benannt werden? Da mich auch Herr Dr. N. L. PLATNICK (in litt.) in meiner Ansicht bestärkt, daß die amerikanischen *Tama*-Arten derzeit unbestimmbar sind, da es sich beim Fossil außerdem um ein nicht erwachsenes Exemplar handelt, und aus den im folgenden dargestellten Erfahrungen heraus ziehe ich vor, eine Art-Zuordnung zu vermeiden. Stattdessen gebe ich eine ausführliche morphologische Dokumentation, die sowohl ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie dieser Gruppe wie eine Vergleichsbasis für spätere Untersuchungen an anderen Exemplaren und Arten darstellt.

Gattung	rezent	Baltischer Bernstein	Mexikanischer Bernstein	Dominikanischer Bernstein
Fictotama	—	—	+	—
Gerdia	—	+	—	—
Hersilia	+	+	—	—
Hersiliola	+	—	—	—
Murricia	+	—	—	—
Perturbator	—	—	+	—
Priscotama	—	—	+	—
Prototama	—	—	+	—
Tama	+	—	—	+

Tab. 2. Die Gattungen der Hersiliidae und ihre rezenten und fossilen Nachweise (alphabetische Reihenfolge).

Beim Vergleich mit drei Serien rezenter *Tama*-„Arten“ zeigte sich folgendes Ergebnis:

Verglichen wurden

Tama „forcipata“: El Salvador, San Salvador, 22. IV. 1952, 1 ♂ und 14 Jungtiere leg. A. ZILCH; det. O. KRAUS (SMF). — Abb. 7—8.

Tama „forcipata“: Mexiko, La Buena Ventura, Vera Cruz, VII. 1909, 1 ♂♀ leg. A. PETRUNKEVITCH; det. A. PETRUNKEVITCH (AMNH).

Tama „mexicana“: Texas, Edinburgh, III. 1933, 1 ♂♀ leg. S. MULAIH; det. W. J. GERTSCH (AMNH).

Die ♂♂ der drei Serien besitzen einen identischen Genitalapparat am Palpus (Abb. 8) und keine eindeutigen morphologischen Unterschiede, so daß ich nicht daran zweifele, daß alle drei derselben Biospezies angehören. Ob diese Art *forcipata* PICKARD-CAMBRIDGE 1902 oder *mexicana* PICKARD-CAMBRIDGE 1892 zu heißen hat, kann nur eine Typen-Untersuchung klären; vielleicht stellt sich dann auch eine Synonymie dieser beiden heraus.

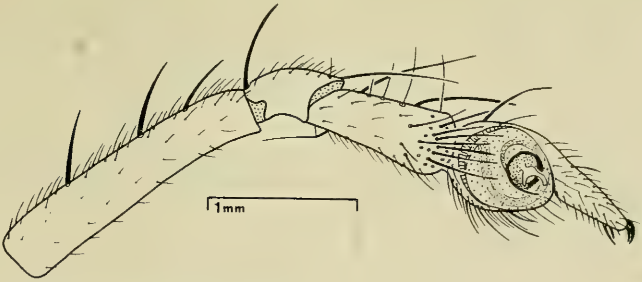


Abb. 8. *Tama „forcipata“* aus El Salvador.
♂-Pedipalpus in Ventralansicht.

Zwischen der Inkluse und dem oben aufgeführten rezenten Vergleichsmaterial lassen sich keine morphologischen Unterschiede finden, die als artspezifisch gelten können. Geringfügige Differenzen z. B. bei Proportionen und Beborstungsmustern können auch als variationsbedingt angesehen werden. Aus diesem Grunde unterbleibt eine Artbenennung des neuen Fossils. Dadurch verliert die Inkluse kaum an Wert, da trotzdem interessante Rückschlüsse auf verschiedene Aspekte möglich sind (Kap. 3.3.).

Ein signifikantes Artkriterium dürfte wie in vielen Spinnengruppen im Genitalapparat des ♂-Pedipalpus zu suchen sein. Sollte bei Vorliegen weiteren Dominikanischen Bernsteins ein adultes *Tama*-♂ gefunden werden, so erlaubt die ausführliche Dokumentation des hier behandelten Jungtieres eine Überprüfung der Artzugehörigkeit. Konspezifität der Inkluse mit den publizierten Fossilien des Mexikanischen Bernsteins ist ausgeschlossen, da diese ganz anderen Gattungen angehören.

Vermutlich repräsentiert das dokumentierte Fossil aus Dominikanischem Bernstein eine neue Art, denn es würde allen Erfahrungen widersprechen, wenn sich zwischen Inklusen und Rezenten keine artspezifischen Unterschiede im Laufe der Jahrmillionen herausgebildet hätten. Denkbar ist auch, daß es sich dabei um die Stammart der heutigen Folgepopulation dieses geographischen Raumes handeln könnte. Weitere Fossilien sind also nötig, um diese Fragen zu klären.

3.3. Rückschlüsse

Obgleich die systematischen Beziehungen der neuen Inkluse aus Dominikanischem Bernstein — wie eben besprochen — nicht vollständig geklärt werden können, eröffnet der Fund neue Gesichtspunkte:

1. Die Spinnenfamilie Hersiliidae lebte im Tertiär nicht nur im Baltikum und in Mexiko, sondern auch im karibischen Raum im Gebiet der heutigen Dominikanischen Republik.
2. Die Gattung *Tama* — als Stammgruppe oder *Gruppe — war bereits im Tertiär mindestens in Zentral-Amerika verbreitet, wo sie auch heute noch vorkommt.
3. Die noch festzustellenden Schwestergruppen der Familie Hersiliidae wie auch der Gattung *Tama* lebten ebenfalls im Tertiär in Zentral-Amerika und sind daher noch im Dominikanischen Bernstein zu erwarten.

4. Die Hersiliiden-Fauna des Baltischen, Mexikanischen und Dominikanischen Bernsteins ist auf dem Gattungsniveau auffällig verschieden, keine Gattung kommt nach jetziger Kenntnis in mehreren Bernsteinen zugleich vor (vgl. Tab. 2).
5. Zur Zeit des Tertiärs waren die dokumentierten morphologischen Merkmale vorhanden, die z. T. heute noch bei amerikanischen (und anderen?) Rezenten ausgeprägt sind.
6. Lange Spinnwarzen, die Form der Spinnspulen und die unpaare dritte Tarsalklaue als Spinnfaden-Halter zeugen für einen Beuteerwerb in ähnlicher Art und Weise wie bei rezenten *Tama*-Arten.

4. Literatur

KOCH, C. L. & BERENDT, G. C. (1854): Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Apteren der Vorwelt. — *In*: BERENDT, G. C.: Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, **1**: 1—124; Berlin (Nicolai).

MELLO-LEITAO, C. F. (1928): Hersiliideos da America tropical. — Bol. Mus. nac. Rio de Janeiro, **4**: 43—46; Rio de Janeiro.

MENGE, A. (1869): Über einen Scorpion und zwei Spinnen im Bernstein. — Schr. naturwiss. Ges. Danzig, N.S., **2/10**: 1—9; Danzig.

ONO, H. (1981): Erstnachweis einer Krabbenspinne (Thomisidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **73**, 13 S.; Stuttgart.

PETRUNKEVITCH, A. (1963): Chiapas amber spiders. — Univ. Calif. Publ. Ent., **31**: 1—40; Berkeley.

— (1971): Chiapas amber spiders II. — Univ. Calif. Publ. Ent., **63**: 1—44; Berkeley.

SCHAWALLER, W. (1981): Übersicht über Spinnen-Familien im Dominikanischen Bernstein und anderen tertiären Harzen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **77**, 10 S.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Nachtrag

Während der Drucklegung konnten wir noch zwei weitere Jungtiere der Familie Hersiliidae erwerben, die höchstwahrscheinlich der gleichen Art angehören:
Inkluse Do-3547-M-1: Stark verwittertes Bernsteinstück, Hersiliidae nicht komplett und schlecht sichtbar.
Inkluse Do-3583-B-1: Gut erhaltene Exuvie eines subadulten ♂ in klarem Bernstein. Offensichtlich gelang es der Spinne, sich durch den Schlüpfakt aus der Harzfalle zu befreien. — Opisthosoma geschrumpft, alle Extremitäten außer dem rechten Bein IV komplett. Grundbehaarung des Prosoma dichter als in Abb. 6. Pedipalpen-Tarsus basal verdickt, aber ohne erkennbare Sexualstrukturen (subadult!); Bedornung auf Pedipalpen-Femur, -Patella und -Tibia wie in Abb. 8. Cheliceren-Innenrand auch mit 3 Zähnen, jedoch der mittlere Zahn am größten und der basale am kleinsten (Sexual-Unterschied?).

Eine weitergehende Dokumentation mit Merkmalsvergleichen ist im Rahmen dieser Arbeit leider nicht mehr möglich.

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

E
737
.S4

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. B | Nr. 80 | 107 S. | Stuttgart, 31. 12. 1981

SMITHSONIAN
MAY 1983
LIBRARIES

Systematischer Katalog der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera)

Systematic Catalogue of Coleoptera in Amber and Copal

Von Ute Spahr, Ludwigsburg

Zusammenfassung

In vorliegendem Katalog werden alle in der Literatur feststellbaren Angaben über Bernstein- und Kopal-Käfer, und zwar aus allen fossilen und subfossilen Harzen, erfaßt. Es handelt sich um 536 auch aus der rezenten Fauna bekannten Gattungen, 120 „neue Gattungen“ und 304 „neue Arten“ (sowohl wirkliche Neubeschreibungen als auch die in der älteren Literatur häufig vorkommenden „Namensgebungen“), sowie 32 rezente Arten.

Summary

The present catalogue contains all bibliographic informations found about beetles in amber and copal, that is from all fossil and subfossil resins. It comprises 536 genera, known also from the recent fauna, 120 “new genera”, 304 “new species” (real descriptions of new taxa as well as “namings”, which often occur in the older literature), and 32 recent species.

1. Einleitung

Bereits in der „Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Käfer“ (Spahr 1981) wurde auf die Vorbereitung dieses hiermit vorliegenden systematischen Kataloges hingewiesen. Aufgabe des Katalogs ist die rasche Auffindbarkeit der in der Literatur weit verstreuten Angaben über fossile Käfer in Bernstein verschiedener Herkunft und über subfossile Käfer in Kopalen, um den Spezialisten einen direkten Zugang für Neubearbeitungen ihrer jeweiligen Gruppen samt Aufarbeitung alter Angaben zu ermöglichen. Beschreibungen und Hinweise verschiedener Art wurden erfaßt. Zu taxonomischen und nomenklatorischen Fragen wurde keine Stellung genommen. Die Abklärung solcher Fragen bleibt Aufgabe der Spezialisten der jeweiligen Gruppen.

Die letzte umfassende Liste über Bernstein- und Kopal-Käfer ist in Handlirsch’s umfangreichem Werk „Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen“ (Handlirsch 1906–1908) enthalten. Im Gegensatz dazu konzentriert sich vorliegender Katalog speziell auf Bernstein- und Kopal-Käfer und ist um weitgehende Vollständigkeit der bibliographischen Angaben bemüht. (Nähere Erläuterungen hierzu bei SPAHR 1981: 2, Abs. 2.1.)

Herrn Dr. D. Schlee möchte ich für seine Unterstützung herzlich danken, ebenso Herrn Dr. G. Bloos und Herrn Dr. W. Schawaller für die Durchsicht des Manuskriptes.

2. Hinweise

2.1. Anordnung des Kataloges

Ausgangspunkt des Kataloges ist die Familie mit ihren Gattungen und Arten. Die Anordnung der Familien mit den jeweils ihnen untergeordneten Taxa erfolgt in alphabetischer Reihenfolge. Aus dem Bernstein erwähnte, sowie daraus neu beschriebene Untergattungen sind für sich, nach der Artenliste, in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt; im Fall von Neubeschreibungen, mit der dazugehörigen Typusart. Alle in der Literatur erwähnten übergeordneten Taxa (Reihen, Überfamilien) sind am Anfang des Kataloges, wiederum in alphabetischer Reihenfolge, aufgeführt.

2.2. Familienzuordnung untergeordneter Taxa

Im allgemeinen wird die Familienzuordnung der Gattungen sowie auch der Unterfamilien und Tribus entsprechend dem Coleopterorum Catalogus (Hrsg.: W. JUNK & S. SCHENKLING, 's-Gravenhage) vorgenommen. Die Ordnung nach dem Coleopterorum Catalogus lag deshalb nahe, weil er das einzige Werk ist, in dem nahezu alle bekannten Käfergattungen aufgeführt sind; ferner, weil er in den Museumsbibliotheken meistens vorhanden ist, und die Käfersammlungen der Museen im allgemeinen danach geordnet sind. Der Nachteil, daß er teilweise veraltet ist, mußte in Kauf genommen werden.

2.3. Gattungs- und Art-Autoren

Bei allen Neubeschreibungen (oder auch „Namensgebungen") von Käfern aus Bernstein oder Kopal werden grundsätzlich Autor und Jahreszahl angegeben, während dies bei den rezenten Taxa unterbleibt. Durch diesen optischen Unterschied wird eine raschere Orientierung ermöglicht.

2.4. Seitenangaben

Angegeben wird die Seite, auf welcher die Abhandlung des jeweiligen Taxon beginnt. Dementsprechend werden mehrere Seiten genannt, wenn Informationen über ein Taxon an verschiedenen Stellen einer Publikation erscheinen, wobei eine kursive Seitenangabe die ausführlichere Abhandlung anzeigt. Bei längeren Publikationen wird auf mehrere verstreute Erwähnungen des betreffenden Taxon durch ein +, zusätzlich zur ersten Seitenangabe, hingewiesen.

2.5. Bernstein-Herkunft

Da es sich beim größten Teil der angegebenen Literatur-Hinweise um baltischen Bernstein handelt, unterbleibt bei diesen Literaturzitaten ein diesbezüglicher Hinweis. Bei Bernstein anderer Herkunft bzw. bei Kopal wird dies in eckiger Klammer am Ende des Literaturzitates angegeben (siehe hierzu Absatz: Abkürzungen). Vermerkt sei, daß der in der Literatur erwähnte „Englische Bernstein" sowie der „Dänische Bernstein" in dem Katalog zum Baltischen Bernstein gerechnet werden. Das von Hope so genannte „Animé" wird als Kopal bezeichnet.

Abkürzungen

Ar = Arkansas-Bernstein; Ba = Baltischer Bernstein*); Bu = Burma-Bernstein; C = Canadischer Bernstein; Do = Dominikanischer Bernstein; F = Französischer Bernstein; In = Indonesischer Bernstein; L = Libanon-Bernstein; M = Mexikanischer Bernstein; MSS = Massachusetts-Bernstein; R = Russischer (Sibirischer) Bernstein; Rm = Rumänischer Bernstein; Si = Sizilianischer Bernstein; V = Victoria-Bernstein (Allendale/Victoria, Australien).

Ko = Kopal.

Ba = Ko: Ursprünglich als Baltischer Bernstein-Einschluß beschrieben oder erwähnt, von späteren Autoren jedoch als Kopaleinschluß identifiziert.

-o- = Übernommenes Zitat, d. h. die Publikation war nicht verfügbar.

*) nur angegeben, wenn in einer Publikation Bernstein verschiedener Herkünfte, u. a. auch Baltischer Bernstein, behandelt werden.

3. Katalog

Coleoptera indet.

(Käfer, Beetles)

Abdullah 1975: 384; Acra et al. 1972: 77 [L] [Siehe Literaturnachtrag]; Ander 1942: 7+; Andrée 1929 a: XVII, XVIII; — 1933 a: 201; — 1951: 43+; Anonymus 1980: 27; Bachofen-Echt 1928 b: 46, 47, 48; — 1949: 21+; Berendt 1845: 46, *56*; Böttger 1867: 63+; Bruchhausen & Krause 1934: 184+; Brues 1933: 400, 401; Carpenter 1937: 12, 13 [C]; Cockerell 1917 c: 11, 12; Crowson 1964: 280, 281; — 1975: 66, 74 [Ba, C]; Durham & Hurd 1957: 1824 [M]; Fischer 1939: 95+; Goldsmith 1879: 207 [MSS]; Gravenhorst 1834: 92; Hagen 1850: 124 [Siehe Literaturnachtrag]; — 1861: 167 [Si] -o-; — 1862: 513 [Si]; Handlirsch 1906—08: 843 [Die hier aufgeführten Coleoptera — Robert sind keine Bernstein-Fossilien], 845 [MSS]; — 1925: 246; Hatch 1926: 140; Helm 1886: 270; Hennig 1966: 6 [Ko]; Hope 1836: 136; Hunger 1977: 13, 15, Abb. (Habitus); Hurd & Smith 1957: 7 [M] [Siehe Literaturnachtrag]; Jeannel 1979: 56 [Siehe Literaturnachtrag]; Kelner-Pillault 1970: 8; Klebs 1890 a: 269; — 1910: 226, 234, 235, 242; Lanterno & Besuchet 1966: 10; Larsson 1962: 326; — 1965: 141; Ley 1951: 46 [Siehe Literaturnachtrag]; McAlpine & Martin 1969 a: 836 [C]; Müller 1957: 244; Paulian 1943: 52; Ponomarenko 1971: 281; Quiel 1911: 187; Rathke 1829: 414; Rice 1980: 160, 164, 168, 170 [Siehe Literaturnachtrag]; Rüffle & Helms 1970: 244; Runge 1868: 51; Sanderson & Farr 1960: 1313 [Do]; Saunders et al. 1974: 983 [Ar]; Schlee 1972: 463 [L]; — 1981: 83 [C] [Siehe Literaturnachtrag]; Schlee & Dietrich 1970: 41 [L]; Schlee & Glöckner 1978: 8, 21, 28, 33, 35, 65, Taf. 5 (Bernsteinstück mit verschiedenen Insektengruppen, u. a. Käfer) [Ba, C, Do, L, M, Si]; Schlüter 1975: 159, Tab 3 [Ba, C, Do, F, L, M, Si, R]; — 1978: 115, 118, 119, 120, 121, 127 [Ba, C, F, L, R]; Scudder 1890: 64, 71, 72, 73, 77, 88, 89, 91, 98 [Ba, MSS, Si, Ko]; — 1891: 451 [MSS], 452 [Die hier aufgeführten Coleoptera — Robert sind keine Bernstein-Fossilien]; Séguy 1963: 6; Sendelio 1742: 105; Skalski 1975: 159; Théobald 1937: 440, Tab. XIII; Weitschat et al. 1978: 34; Whalley 1980: 158 [L]; Žerichin 1980: 58 [Ba, Bu, C, R] [Siehe Literaturnachtrag]; Žerichin & Sukačeva 1973: 15, 16, 19, 37 [Ba, R].

Larven: Hiura & Miyatake 1974: 391, Taf. 112, Fig. 2 (Habitus) [Ko]; Larsson 1965: 141; Menge 1856: 23; Žerichin & Sukačeva 1973: 31, 37 [R].

*Pinitoides**) MOTSCHULSKY 1856

MOTSCHULSKY 1856: 27. — Typusart: *P. scydmaeniformis* MOTSCHULSKY 1856.

P. scydmaeniformis MOTSCHULSKY 1856

HANDLIRSCH 1906—08: 843; MOTSCHULSKY 1856: 27, Taf., Fig. 2 (Habitus, Bein); — 1868: 103; SCUDDER 1891: 567.

*) Familienzugehörigkeit der Gattung ist ungewiß.

Überfamilien bzw. Familien-Reihen

Artematopoidea

CROWSON 1975: 80.

Byrrhoidea

CROWSON et al. 1967: 526.

Cantharoidea

CROWSON 1972: 63, 64; CROWSON et al. 1967: 527; LARSSON 1978: 139.
Larve: LARSSON 1978: 140.

Cerambycoidea

MCALPINE & MARTIN 1969 a: 836 [C]; SCHLÜTER 1978: 127 [C].

Clavicornia (auch: Clavicornier)

Anonymus 1887: 271; BERENDT 1845: 48, 49, *56*; BÖTTGER 1867: 64; MOTSCHULSKY 1856: 25.

Cleroidea

CROWSON et al. 1967: 527.

Curculionidea (auch: Rhynchophora)

BERENDT 1845: 46, *56*, 58; WANACH 1910: 159; ŽERICHIN 1968: 156; — 1971 a: 322; — 1971 b: 198.

Dermestoidea

CROWSON et al. 1967: 527.

Elateroidea

CROWSON 1975: 80.

Eucinetoidea

CROWSON et al. 1967: 526.

Heteromera

HAMMERSCHMIDT 1847: 39; ŽERICHIN & SUKAČEVA 1973: 37 [R].

Histeroidea

CROWSON et al. 1967: 526.

Hydrophiloidea (auch: Palpicornia)

ASSMANN 1870: 30.

Lamellicornia (auch: Lamellicornes; Blatthornkäfer)

MOTSCHULSKY 1856: 25; RÜFFLE & HELMS 1970: 248, Abb. 6 (Larve).

Lymexyloidea

CROWSON et al. 1967: 527.

Malacodermata (auch: Malacodermen)

ASSMANN 1870: 30; BERENDT 1845: 56; MOTSCHULSKY 1856: 25; WILLIAMSON 1932: 144.

Scarabaeoidea

LARSSON 1978: 152.

Staphylinoidea (auch: Staphyliniformia)

CROWSON et al. 1967: 526; SCHLÜTER 1975: 155, Abb. 3 a—e (Habitus, Kopf) [F].

Sternoxia (auch: Sternoxa)
BERENDT 1845: 58; MOTSCHULSKY 1856: 25.
Teredilia
MOTSCHULSKY 1856: 25.

Nicht eindeutige Teilgruppen

„Brachycephales"
MOTSCHULSKY 1856: 25.
„Hydrocantharides" (auch: „Hydrocantharen")
ASSMANN 1870: 30.
„Sténélytres"
MOTSCHULSKY 1856: 25.
„Taticornes"
MOTSCHULSKY 1856: 25.
„Taxicornier"
BERENDT 1845: 46, *56*.
„Tracheliden"
ASSMANN 1870: 30; BERENDT 1845: 55; MENGE 1856: 21; MOTSCHULSKY 1856: 25.
„Xylophaga"
BERENDT 1845: 46, *56*; HOPE 1836: 141; KÉLER 1929: 8, 33; MOTSCHULSKY 1856: 25.
„Xylotrogen"
BERENDT 1845: 58.

Familien

Fam. Acanthocnemidae

Unterfamilien

Acanthocnemidinae
ŽERICHIN & SUKAČEVA 1973: 33 [R].

Gattungen

Acanthocnemoides ŽERICHIN 1977

ŽERICHIN 1977: 135; — 1980: 60 [Siehe Literaturnachtrag]. — Typusart: *A. sukatshevae* ŽERICHIN 1977.

A. sukatshevae ŽERICHIN 1977
SCHLÜTER 1978: 127; ŽERICHIN 1977: 137, Abb. 73 a—b, Taf. XII, Fig. 2 (Habitus). — [R].

Fam. Aderidae

(Euglenidae, Hylophilidae, Xylophilidae)

BACHOFEN-ECHT 1949: 112; BRUES 1933: 395; LARSSON 1965: 141; — 1978: 146; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 263.
Larve: LARSSON 1978: 146, Abb. 54 B (Habitus).

Gattungen

Aderus

(*Hylophilus*, *Xylophilus*)

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; HANDLIRSCH 1906—08: 778; — 1925: 238; HELM 1896: 228; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 146.

A. (Euglenes)

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Handlirsch 1906—08: 778; — 1925: 238; Helm 1896: 228; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 146.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 240.

Fam. Aleocharidae

Siehe: Staphylinidae — Aleocharinae.

Fam. Alleculidae

(Cistelidae)

Bachofen-Echt 1949: 112; Brues 1923: 301; — 1933: 395; Handlirsch 1906—08: 782; — 1925: 239 [Ba, Ko]; Helm 1886: 271; — 1896: 228; Hurd et al. 1962: 110 [M]; Klebs 1889: 53+; — 1910: 236; Larsson 1965: 141; — 1978: 149; Schlee & Glöckner 1978: 27 [Do]; Williamson 1932: 144.

Gattungen

Allecula

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 149.

Cistela

Siehe: *Gonodera.*

Cteniopus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 149.

Gonodera

(*Cistela*)

Abdullah 1964: 331; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 112; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 782; Hope 1836: 140; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 149; Scudder 1885: 791; — 1886: 70; — 1891: 493.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 149.

Hymenalia

Bachofen-Echt 1949: 112.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 149.

Hymenorus

H. chiapasensis Campbell 1963
Campbell 1963: 41, Taf. 3 oben (Habitus). — [M].

Isomira

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 149.

I. avula Seidlitz 1896
Handlirsch 1906—08: 782; Helm 1899: 37; Larsson 1978: 149; Seidlitz 1896: 102.

Mycetochara

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 149.

Mycetocharoides SCHAUFUSS 1889

BACHOFEN-ECHT 1949: 112; SCHAUFUSS, L. W. 1889: 269; SEIDLITZ 1896: 124. — Typusart: *M. baumeisteri* SCHAUFUSS 1889.

M. baumeisteri SCHAUFUSS 1889

HANDLIRSCH 1906—08: 782; LARSSON 1978: 149; SCHAUFUSS, L. W. 1889: 269; SCUDDER 1891: 554; SEIDLITZ 1896: 27.

Fam. Anaspidae

Siehe: Mordellidae — Anaspidini.

Fam. Anisotomidae

Siehe: Leiodidae.

Fam. Anobiidae

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; ANDER 1942: 25, 35, 36; ANDRÉE 1951: 32; BACHOFEN-ECHT 1949: 104; *110*, Abb. 92 (Habitus); BRUES 1933: 395; CONWENTZ 1890: 129; CROWSON 1975: 71 [C]; HANDLIRSCH 1906—08: 759; HELM 1886: 271; — 1896: 227; KATINAS 1971: 33; KELNER-PILLAULT 1970: 11; KLEBS 1889: 53+; — 1910: 237; LARSSON 1965: 141; — 1978: 151; LAURENTIAUX 1953: 477; MÜLLER 1963: 213; RICE 1980: 170 [Siehe Literaturnachtrag]; WEIDNER 1952: 65; WILLIAMSON 1932: 144.

Anobiinae*): HANDLIRSCH 1925: 237 [Ba, Ko].

*) Vom genannten Autor wurden die Anobiinae als Unterfamilie der Ptinidae und nicht als Unterfamilie der Anobiidae angeführt.

Gattungen

Anobium

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; Anonymus 1887: 271; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; BERENDT 1845: 46, 49, *56*; BÖTTGER 1867: 64; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 76; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 758, 759; HELM 1896: 228; HOPE 1836: 143; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151; MENGE 1856: 21; RICE 1980: 170 [Siehe Literaturnachtrag]; SCUDDER 1885: 796; — 1886: 75; — 1891: 464; WEIDNER 1952: 65.

Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.

A. aff. *emarginatum*

HANDLIRSCH 1906—08: 758; HELM 1886: 272; — 1896: 227.

A. aff. *pertinax*

BURMEISTER 1832: 635; GIEBEL 1856 a: 76; KEFERSTEIN 1834: 328; SCUDDER 1891: 464.

A. aff. *rufipes*

BURMEISTER 1832: 635; GIEBEL 1856 a: 76; KEFERSTEIN 1834: 328; SCUDDER 1891: 464.

Coelostethus

(*Dendrobium*)

BACHOFEN-ECHT 1928 b: Taf. V, Fig. 2 (Habitus).

Coenocara

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.

Crichtonia ABDULLAH & ABDULLAH 1967

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 26; WHITE 1969: 597. — Typusart: *C. macleani* ABDULLAH & ABDULLAH 1967.

C. macleani ABDULLAH & ABDULLAH 1967*)
ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 27, Abb. 1—2 (Habitus); ABDULLAH 1975: 392; WHITE 1969: 597.
*) Siehe auch: *Eucrada macleani* (ABDULLAH & ABDULLAH 1967).

Cryptorama

SPILMAN 1971: 89 [M].

Dendrobium

Siehe: *Coelostethus*.

Dorcatoma

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 76; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 760; MENGE 1856: 21, 23; SCUDDER 1885: 796; — 1886: 75; — 1891: 513.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 236; — LARSSON 1978: 151.
Larve: SCUDDER 1886: 75.

Dryophilus

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.

Ernobius

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.

E. electrinus QUIEL 1909*)
ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; QUIEL 1909: 49.
*) Gattungszugehörigkeit nicht gesichert.

Eucrada

E. macleani (ABDULLAH & ABDULLAH 1967)*)
WHITE 1969: 597.
*) Siehe auch: *Crichtonia macleani* ABDULLAH & ABDULLAH 1967.

Gastrallus

ABDULLAH & ABDULLAH 1967; 24; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.

Hedobia

Unsichere Bestimmung: ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.

Lasioderma

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.

Mesocoelopus

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; BACHOFEN-ECHT 1949); 110; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 151.

Mesothes

Abdullah & Abdullah 1967: 24; Bachofen-Echt 1949: 110; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 151.

Nicobium

Unsichere Bestimmung: Abdullah & Abdullah 1967: 24; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 151.

Oligomerus

Larsson 1978: 151.

Petalium
(*Rhadine*)

Abdullah & Abdullah 1967: 24; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 151.

Ptilinus

Anonymus 1887: 271; Berendt 1845: 46, *56*; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 77; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 759; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 796; — 1886: 75; — 1891: 573.
Larven: Scudder 1885: 796.

Rhadine

Siehe: *Petalium.*

Stichtoptychus

St. mexambrus Spilman 1971
Spilman 1971: 87, Abb. 1—2 (Habitus, Pronotum), Taf. 3 D (Habitus). — [M].

Theca

Abdullah & Abdullah 1967: 24; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 151.

Xestobium

Larsson 1978: 151.

Xyletinus

Abdullah & Abdullah 1967: 24; Bachofen-Echt 1949: 110; Handlirsch 1906—08: 759; Helm 1896: 228; Klebs 1910: 236; Larsson 1978: 151; Motschulsky 1856: 28.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 151.

Fam. Anthicidae

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 105, *112*; Berendt 1845: 51; Brues 1933: 395; Handlirsch 1906—08: 778; Helm 1886: 271, 277; Klebs 1889: 53+; — 1910: 237; Larsson 1965: 141; — 1978: 146; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 264; Scudder 1885: 790; — 1886: 69; — 1891: 453; Williamson 1932: 144; Žerichin 1980: 61 [Ba, Bu] [Siehe Literaturnachtrag].
Unsichere Bestimmung: Hurd et al. 1962: 110 [M].

Unterfamilien

Notoxinae
Handlirsch 1925: 238 [Ba, Ko].
Pedilinae (auch: Pedilidae)
Cockerell 1920: 211 [Bu]; Larsson 1978: 146.

Gattungen

Amblyderes

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 146.

Anthicus

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; BERENDT 1845: 46, 47, 54, *56*; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 104; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 778; HOPE 1836: 140 [Ko]; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 146; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 790; — 1886: 70; — 1891: 466.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1964: 331; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 146.

Endomia
(*Ochthenomus*)

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 146.

Eurygenius

E. wickhami COCKERELL 1917
COCKERELL 1917 d: 324, Abb. 2 A—D (Habitus, Maxillarpalpus, Fühler, Bein). — [Bu].

Macratria

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 146.

M. succinia ABDULLAH 1965
ABDULLAH 1965: 38, Taf. 1, Fig. 1—2 (Habitus); — 1975: 396; LARSSON 1978: 146.

Notoxus

HANDLIRSCH 1906—08: 778; HELM 1896: 228; HOPE 1836: 139; LARSSON 1978: 146; MENGE 1856: 21 („Notoxida“).

Ochthenomus

Siehe: *Endomia.*

Pedilus

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; COCKERELL 1917 d: 325; HANDLIRSCH 1925: 238; KLEBS 1910: 237, 241; LARSSON 1978: 146.

Protomacratria ABDULLAH 1964

ABDULLAH 1964: 332. — Typusart: *P. appendiculata* ABDULLAH 1964.

P. appendiculata ABDULLAH 1964
ABDULLAH 1964: 333, Taf. I, Fig. 1—3 (Habitus); — 1975: 396; LARSSON 1978: 146.

P. tripunctata ABDULLAH 1964
ABDULLAH 1964: 333, Taf. I, Fig. 4 (Habitus); — 1975: 396; LARSSON 1978: 146.

Steropes

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 146.

Tomoderus

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 146.

Fam. Anthiidae

Siehe: Carabidae — Anthiini.

Fam. Anthribidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; HANDLIRSCH 1906—08: 802; HELM 1886: 271; — 1896: 228; HURD et al. 1962: 110 [M]; JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67; KLEBS 1889:

53+; — 1910: 237; LARSSON 1965: 141; — 1978: 157; VOSS 1972: 167, Abb. 1 (Habitus); WILLIAMSON 1932: 144; ŽERICHIN 1968: 156.

Unterfamilien

Anthribinae
HANDLIRSCH 1925: 243 [Ba, Ko].

Gattungen

Anthribus
(= Syn. mehrerer Gattungen)

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 135; — 1856 b: 181 („Anthribites"); HANDLIRSCH 1906—08: 801; HOPE 1836: 141 [Ko]; LARSSON 1978: 157; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 787; — 1886: 66; — 1891: 467.

Pseudomecorhis VOSS 1953

VOSS 1953: 121. — Typusart: *P. simulator* VOSS 1953.

P. orlovi ŽERICHIN 1971 [1971 b]
ŽERICHIN 1968: 156; — 1971 a: 323; — 1971 b: 199, *202*, Abb. 1 a, b, v (Kopf, Tarsus, Fühler).

P. simulator VOSS 1953
LARSSON 1978: 157; VOSS 1953: 122, Abb. 1—1 a (Habitus, Kopf); ŽERICHIN 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Tropideres

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 157.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 157.

Fam. Aphodidae

Siehe: Scarabaeidae — Aphodiinae.

Fam. Apionidae

Siehe: Curculionidae — Apioninae.

Fam. Artematopidae

CROWSON 1975: 82; LARSSON 1978: 154; ŽERICHIN 1980: 60 [Siehe Literaturnachtrag].

Tribus

Electropogonini*)
CROWSON 1975: 77.
*) Nicht in CROWSON 1973 beschrieben, wie CROWSON 1975 offenbar irrtümlich angibt.

Gattungen

Electribius CROWSON 1973

CROWSON 1973: 231. — Typusart: *E. oligocenicus* CROWSON 1973.

E. oligocenicus CROWSON 1973
CROWSON 1973: 233, Abb. 1, 2, 5, 6 (Habitus); — 1975: 77, Abb. 30 (Habitus); LARSSON 1978: 154, Abb. 58 (Habitus — nach CROWSON 1973).

*Electropogon**)

CROWSON 1975: 77.
*)Vermutlich Verwechslung mit *Electribius*.

Protartematopus Crowson 1973

Crowson 1973: 233. — Typusart: *P. electricus* Crowson 1973.

P. electricus Crowson 1973

Crowson 1973: 234, Abb. 3, 4, 7 (Habitus); Larsson 1978: 154.

Fam. Aspidiphoridae

Larsson 1965: 141; — 1978: 161.

Fam. Attelabidae

Siehe: Curculionidae.

Fam. Bostrychidae

(„Bostriciden", „Bostrichida", „Bostrychodea")*)

Andrée 1951: 57; Anonymus 1887: 271; Bachofen-Echt 1949: 104, *109*, 115; Berendt 1845: 46, 48, 49; Böttger 1867: 64; Burmeister 1832: 635; Handlirsch 1906—08: 757, 758; — 1925: 237 [Ba, Ko]; Helm 1886: 271; — 1896: 228; Kéler 1928: 221, 223; — 1929: 3, 7, 33; Klebs 1889: 53+; Larsson 1965: 141; — 1978: 151; Menge 1856: 22; Weidner 1952: 65; Williamson 1932: 144.

*) Eventuell Ipidae gemeint.

Unterfamilien

Lyctinae (auch: Lyctidae)

Andrée 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: *110*, 115; Larsson 1978: 152; Laurentiaux 1953: 477; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 260.

Psoinae (auch: Psoidae)

Bachofen-Echt 1949: 103, Abb. 94 (Habitus).

Tribus

Bostrychini (auch: Bostrichinen)*)

Burmeister 1831: 1100; Kéler 1929: 2; Motschulsky 1845: 98; Scudder 1891: 457.

*) Eventuell Ipidae gemeint.

Gattungen

Apate

Bachofen-Echt 1949: 109; Burmeister 1832: 635; Giebel 1856 a: 77; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 757; Helm 1896: 228; Hope 1836: 141 [Ko]; Keferstein 1834: 327; Schedl 1947: 13; — 1972: 64; Scudder 1885: 795; — 1886: 75; — 1891: 468; Serres 1828: 100; — 1829: 240, 241.

Bostrichus/*Bostrychus**)

Bachofen-Echt 1949: 109; Burmeister 1832: 635; Conwentz 1890: 128; Dalman 1825: 404 [Ko]; Giebel 1856 a: 148; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 757; Hope 1836: 141; Keferstein 1834: 327; Kéler 1928: 220, 223, 232, 234 [Ba, Ko]; — 1929: 2, 33; Motschulsky 1856: 28; Schedl 1947: 13; — 1972: 64; Scudder 1885: 795; — 1886: 75; — 1891: 474; Serres 1828: 100; — 1829: 239.

Larven: Handlirsch 1906—08: 757; Kéler 1928: 221; — 1929: 7, 33; Larsson 1978: 151; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 795; — 1886: 75; — 1891: 474.

*) Weder Handlirsch 1906—08 noch Scudder 1891 haben zwischen *Bostrichus* und *Bostrychus* unterschieden. Laut Coleopterorum Catalogus kann *Bostrichus* ein Synonym folgender Gattungen sein:

1. *Bostrichus* Lec. = Syn. von *Lichenophanus* (Bostrychidae);
2. *Bostrichus* Kug. = Syn. von *Dendroctonus* (Ipidae);
3. *Bostrichus* Ratz. = Syn. von *Xyloterus* (Ipidae);
4. *Bostrichus* F. = Syn. von *Trypanaeus* (Histeridae).

Da eine sichere Aussage nicht möglich ist, wurde auch hier nicht zwischen *Bostrichus* und *Bostrychus* unterschieden.

Lyctus

Bachofen-Echt 1949: 110; Handlirsch 1906—08: 760; — 1925: 238; Keferstein 1834: 327; Larsson 1978: 152; Motschulsky 1856: 28; Schedl 1947: 13; — 1972: 64; Scudder 1885: 795; — 1886: 75; — 1891: 549; Serres 1829: 241.

Rhizopertha

Unsichere Bestimmung: Larsson 1978: 151.

Fam. Brenthidae

Kleine 1938: 6 [Ko].

Gattungen

Brenthus

Handlirsch 1925: 243 [Ko]; Hope 1836: 141 [Ko].

B. nasalis Hope 1837

Hope 1837: 54, Taf. VII, Fig. 8 (Habitus); Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

Ceocephalus

Handlirsch 1925: 243 [Ko].

*C. picipes**)

Handlirsch 1906—08: 1123 [Ko]; Raffray 1875: CXXVI [Ko].

*) Siehe auch *Pseudoceocephalus picipes.*

Pseudoceocephalus

*P. picipes**)

Kleine 1941 b: 41 [Ko].

*) Siehe auch *Ceocephalus picipes.*

Xestocoryphus

X. inclusus Kleine 1941

Kleine 1941 b: 41, Abb. 1—2 (Abb. nicht identifizierbar). — [Ko].

Fam. Bruchidae

Bachofen-Echt 1949: 113; Handlirsch 1906—08: 801; — 1925: 242 [Ba, Ko]; Helm 1896: 228; Katinas 1971: 34; Klebs 1889: 53+; Larsson 1978: 76; Williamson 1932: 144.

Gattungen

Bruchus

Hope 1836: 141 [Ko]; Klebs 1889: 63 (Kat.-Nr. 274).

Fam. Buprestidae

(„Buprestidea“, „Buprestes“, „Buprestides“)

Andrée 1951: 32; Bachofen-Echt 1928 a: 301; — 1928 b: 45; — 1949: 105, *109*; Berendt 1845: 46, 49, *56*; Cobos 1963: 350; Cockerell 1920: 211 [Bu]; Conwentz 1890: 129; Giebel 1856 a: 88; Handlirsch 1906—08: 756; — 1925: 237 [Ba, Ko]; Helm 1886: 271; — 1896: 227; Jeannel 1942: 193; — 1949: 67; — 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag]; Larsson 1965: 141; — 1978: 156; Laurentiaux 1953: 477; Menge 1956: 22; Motschulsky 1856: 28; Müller 1963: 213; Scudder 1885: 797; — 1886: 77; — 1891: 453; Williamson 1932: 144.

Tribus

Electrapatini COBOS 1963*)

COBOS 1963: 354.

*) Siehe auch: *Electrapate* JABLOKOV-CHNZORJAN 1962 (Fam. Electrapatidae).

Gattungen

Acmaeodera

A. burmitina COCKERELL 1917

COCKERELL 1917 d: 323, Abb. 1 A—G (Thorax, Fühler, Mittelbein). — [Bu].

Agrilus

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 88; HANDLIRSCH 1906—08: 754; HOPE 1836: 140 [Ba, Ko]; LARSSON 1978: 156; SCUDDER 1885: 797; — 1886: 76; — 1891: 460.

Anthaxia

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 156.

Buprestis

BERENDT 1845: 47; FISCHER 1939: 97; HANDLIRSCH 1906—08: 752 [Der hier erwähnte *Buprestis* — ROBERT ist kein Bernstein-Einschluß]; HOLL 1829: 138; HOPE 1836: 140; QUIEL 1911: 187; SCUDDER 1885: 797; — 1886: 76; — 1891: 477 [Der hier erwähnte *Buprestis* — ROBERT ist kein Bernstein-Einschluß].

Larven: HANDLIRSCH 1906—08: 752; LARSSON 1978: 156; MENGE 1856: 23; SCUDDER 1885: 797; — 1886: 76; — 1891: 477.

Electrapate JABLOKOV-CHNZORJAN 1962

Siehe: Fam. Electrapatidae.

Mastogenius

M. primaevus OBENBERGER 1957

OBENBERGER 1957: 309.

Phaenops

Larve (Unsichere Bestimmung): LARSSON 1978: 157.

Poecilonota

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 156.

Fam. Byrrhidae

ABDULLAH 1975: 390; BACHOFEN-ECHT 1949: 108; CROWSON 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; CROWSON et al. 1967: 526; HANDLIRSCH 1906—08: 762; — 1925: 235; HELM 1886: 271; — 1896: 227; KLEBS 1889: 52+; LARSSON 1965: 141; — 1978: 84; LAURENTIAUX 1953: 477; MENGE 1856: 21; MÜLLER 1963: 213; WILLIAMSON 1932: 143.

Gattungen

Byrrhus

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 49; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 762; LARSSON 1978: 85; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 798; — 1886: 78; — 1891: 480.

Limnichus

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 49; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 762; LARSSON 1978: 85; SCUDDER 1885: 798; — 1886: 78; — 1891: 547.

Unsichere Bestimmung: BACHOFEN-ECHT 1949: 108; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 85.

Syncalypta

Unsichere Bestimmung: BACHOFEN-ECHT 1949: 108; CROWSON 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 85.

Fam. Cantharidae

(Telephoridae)

ANDER 1942: 25, 35, 36; BACHOFEN-ECHT 1949: 102, *108*, Abb. 85 (Habitus); BRUES 1933: 395, 396; CROWSON 1972: 64; HANDLIRSCH 1906—08: 741; HELM 1886: 271; — 1896: 228; HURD et al. 1962: 110 [M]; KATINAS 1971: 33; KELNER-PILLAULT 1970: 11; KLEBS 1889: 53+; — 1910: 237; LARSSON 1965: 141; — 1978: 139; MENGE 1856: 21; SCUDDER 1886: 69; WEIDNER 1952: 69; WILLIAMSON 1932: 144.
Unsichere Bestimmung: HANDLIRSCH 1906—08: 741; ZANG 1905 b: 240.
Larve: BACHOFEN-ECHT 1949: 115, Abb. 104 (Habitus); LARSSON 1978: 150.

Unterfamilien

Cantharinae (Telephorinae)
BACHOEEN-ECHT 1949: 108; HANDLIRSCH 1925: 232.

Gattungen

Absidia

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 140.

Cacomorphocerus SCHAUFUSS 1891

SCHAUFUSS, C. 1891: 57. — Typusart: *C. cerambyx* SCHAUFUSS 1891.

C. cerambyx SCHAUFUSS 1891
HANDLIRSCH 1906—08: 740; HELM 1897: 88; KORSCHEFSKY 1939: 11, Taf. 1, Fig. 2 a—c (Habitus, Bein, Fühler); LARSSON 1978: 140; SCHAUFUSS, C. 1891: 58 [Abb. — siehe KORSCHEFSKY 1939].
Unsichere Bestimmung: KORSCHEFSKY 1939: 11; WEIDNER 1952: 71.

Cantharis

(*Oripa*, *Telephorus*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; BERENDT 1845: 47, *56*; FISCHER 1939: 96, 97; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 102; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 739, 779; HELM 1896: 228; HOPE 1836: 143; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 139, 140; MOTSCHULSKY 1856: 28, 30; SCUDDER 1885: 790; — 1886: 69; — 1891: 483.
Unsichere Bestimmung: HANDLIRSCH 1906—08: 739; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 140; ZANG 1905 b: 233.

C. aff. *nigricans*
BURMEISTER 1832: 635; GIEBEL 1856 a: 102; KEFERSTEIN 1834: 329; SCUDDER 1891: 483.

Malchinus

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237.

M. kryshtofovichi JABLOKOV-CHNZORJAN 1960
JABLOKOV-CHNZORJAN 1960: 95, Abb. 3 a, b, v, g (Habitus, Mundwerkzeuge, Fuß); LARSSON 1978: 140.

Malthinus

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 101; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 740, 741; HELM 1896: 228; HOPE 1836: 143; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 139, 140; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 796; — 1886: 76; — 1891: 550.

Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 237.

Malthodes

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 139, 140.

Oripa

Siehe: *Cantharis.*

Rhagonycha

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; HANDLIRSCH 1906—08: 739; HELM 1896: 228; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 139, 140.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 140.

Silis

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 140.

S. chiapasensis WITTMER 1963
WITTMER 1963: 53, Abb. 136 (Pronotum), Taf. 3, rechts unten (Habitus). — [M].

Telephorus

Siehe: *Cantharis.*

Fam. Carabidae

(„Carabicinen“, „Carabiques“, „Caraboidea“)

ABDULLAH 1969: 399; ANDER 1942: 25, 36; ANDRÉE 1929 a: XVII; — 1951: 56; ANONYMUS 1887: 271; ASSMANN 1870: 31; BACHOFEN-ECHT 1949: 22, 102, 104, *105*, Abb. 86 (Habitus); BERENDT 1845: 48, 49, *56*; BÖTTGER 1867: 64; BRUES 1933: 395, 396; FISCHER 1939: 97; HELM 1886: 271, 276; — 1896: 224; HURD et al. 1962: 110 [M]; KELNER-PILLAULT 1970: 11; KLEBS 1889: 52+; — 1910: 237; LARSSON 1965: 141; — 1978: 107; MOTSCHULSKY 1856: 25; MÜLLER 1963: 213, Abb. 291 (Habitus); SAUNDERS et al. 1974: 983, Abb. 7 d (Habitus) [Ar]; WEITSCHAT et al. 1978: 34, Abb. 25 (Habitus); WILLIAMSON 1932: 143.

Unterfamilien

Carabinae
BACHOFEN-ECHT 1949: 105; HANDLIRSCH 1925: 225 [Ba, Ko]; SCHLEE & GLÖCKNER 1978: 27 [Do].

Cicindelinae
Siehe: Fam. Cicindelidae.

Harpalinae
SCHLEE & GLÖCKNER 1978: 27 [Do].

Tribus

Anthiini (auch: Anthiidae)
JEANNEL 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag].

Zuphiini (auch: Zuphiidae)
JEANNEL 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag].

Subtribus

Arthropterina LUNA DE CARVALHO 1961*)
LUNA DE CARVALHO 1961: 2, 3.
*) Siehe auch: *Arthropterites* WASMANN 1926 (Paussidae).

Gattungen

Acupalpus

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Agatoides MOTSCHULSKY 1856

MOTSCHULSKY 1856: 26; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84. — Typusart: *A. carinulatus* MOTSCHULSKY 1856.

A. carinulatus MOTSCHULSKY 1856
HANDLIRSCH 1906—08: 707; LARSSON 1978: 108; MOTSCHULSKY 1856: 26; — 1868: 103; SCUDDER 1891: 460.

Agonum
(*Anchomenus, Platynus*)*)

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; HANDLIRSCH 1906—08: 715; HELM 1896: 224; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108; MENGE 1856: 23; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84; — 1891: 462.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1969: 399; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.
*) *Anchomenus* und *Platynus* können auch Untergattungen von *Agonum* sein.

A. (*Anchomenus*) aff. *angusticollis*
MOTSCHULSKY 1856: 28.

Amara

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105, Abb. 86 (Habitus); HANDLIRSCH 1906—08: 713; HELM 1896: 224; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Anchomenus

Siehe: *Agonum.*

Anthracus
(*Balius*)

ABDULLAH 1969: 399; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Apristus

ABDULLAH 1969: 399; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Arthropterites WASMANN 1926

Siehe: Fam. Paussidae.

Balius

Siehe: *Anthracus.*

Bembidion
(*Bembidium*)

HANDLIRSCH 1906—08: 715; HELM 1886: 277; LARSSON 1978: 108; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84.

B. succini GIEBEL 1856
GIEBEL 1856 a: 64; HANDLIRSCH 1906—08: 715; LARSSON 1978: 108; SCUDDER 1891: 473.

B. aff. *lampros*
HANDLIRSCH 1906—08: 715; HELM 1896: 224.

Bradycellus

ABDULLAH 1969: 399; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Calathus
(*Odontonyx*)

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 67; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 714; HELM 1896: 224; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84; — 1891: 481.

Callida

Unsichere Bestimmung: HORN 1884: 181 [Ko].

Carabus

GIEBEL 1856 a: 61; — 1856 b: 180; GRAVENHORST 1834: 92; HANDLIRSCH 1906—08: 706; HOPE 1836: 139; LARSSON 1978: 108; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 85; — 1891: 485.

Chlaenius

BACHOFEN-ECHT 1949: Farbtafel (Habitus); GIEBEL 1852: 655; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 709; HELM 1896: 224; LARSSON 1978: 108; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84.

Unsichere Bestimmung: BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1856 a: 68; HANDLIRSCH 1906—08: 709; SCUDDER 1891: 490.

C. electrinus GIEBEL 1862

GIEBEL 1862: 320; HANDLIRSCH 1906—08: 709; HENNIG 1966: 5; KLEBS 1910: 221; SCUDDER 1891: 490. — [Ba = Ko].

Clivina

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 65; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 709; LARSSON 1978: 108; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84; — 1891: 496.

Cymindis

BURMEISTER 1831: 1100; HANDLIRSCH 1906—08: 707; LARSSON 1978: 108; MOTSCHULSKY 1856: 30; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84; — 1891: 507.

Cymindoides MOTSCHULSKY 1856

MOTSCHULSKY 1856: 25; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84. — Typusart: *C. sculptipennis* MOTSCHULSKY 1856.

C. sculptipennis MOTSCHULSKY 1856

HANDLIRSCH 1906—08: 707; LARSSON 1978: 108; MOTSCHULSKY 1856: 25; — 1868: 103; SCUDDER 1891: 507.

Dromius

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; BERENDT 1845: 49, *56*; BURMEISTER 1832: 635; FISCHER 1939: 97; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 70; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 708; HELM 1896: 224; KEFERSTEIN 1834: 328; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 107, 108; MENGE 1856: 23; MOTSCHULSKY 1845: 98; — 1856: 28; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84; — 1891: 514.

Larve: LARSSON 1978: 108.

D. bakeri ABDULLAH 1969

ABDULLAH 1969: 400, Abb. 1—3 (Habitus).

D. resinatus (GERMAR 1813)*)

GIEBEL 1856 a: 70; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 708; LARSSON 1978: 107, 108; SCHLECHTENDAL 1888: 475, Abb. 1—2 (Fuß, Mundwerkzeuge); SCUDDER 1891: 514.

*) Siehe: *Lebina resinata* GERMAR 1813.

D. aff. *agilis*

LARSSON 1978: 107; MENGE 1856: 23.

D. aff. *angustatus*

HELM 1886: 271.

D. aff. *melanocephalus*

HELM 1886: 271.

D. aff. *quadrimaculatus*
LARSSON 1978: 107; MENGE 1856: 23.

Dyschiriomimus JABLOKOV-CHNZORJAN 1960

JABLOKOV-CHNZORJAN 1960: 93. — Typusart: *D. stackelbergi* JABLOKOV-CHNZORJAN 1960.

D. stackelbergi JABLOKOV-CHNZORJAN 1960
JABLOKOV-CHNZORJAN 1960: 94, Abb. 2 (Habitus); LARSSON 1978: 108, Abb. 29 (Habitus — nach JABLOKOV-CHNZORJAN 1960).

Dyschirius

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Galerita

JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67.

Harpalus

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 64; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 710; LARSSON 1978: 108; SCUDDER 1885: 803; — 1886: 84; — 1891: 528.

H. (Ophonus)

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Helluo

HANDLIRSCH 1906—08: 1101 [Ko]; JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67.
Unsichere Bestimmung: HOPE 1836: 139 [Ko].

Helluomorpha

JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 84.

H. protogaea GIEBEL 1862
GIEBEL 1862: 316; HANDLIRSCH 1906—08: 707; HENNIG 1966: 5; KLEBS 1910: 221; SCUDDER 1891: 530. — [Ba = Ko].

Lagarus

Siehe: *Pterostichus (Lagarus).*

Lebia

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; HANDLIRSCH 1906—08: 708; HOPE 1836: 139 [Ba, Ko]; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108; MOTSCHULSKY 1845: 98; SCUDDER 1891: 545.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1969: 399; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Lebina GERMAR 1813

GERMAR 1813: 13. — Typusart: *L. resinata* GERMAR 1813.

L. resinata GERMAR 1813*)
BURMEISTER 1832: 635; GERMAR 1813: 13; GIEBEL 1856 a: 70; HANDLIRSCH 1906—08: 708; HOPE 1836: 139; KEFERSTEIN 1834: 328; SCHLECHTENDAL 1888: 475, Abb. 1—2 (Fuß, Mundwerkzeuge); SCUDDER 1891: 545.
*) Siehe auch: *Dromius resinatus* (GERMAR 1813).

Metabletus

ABDULLAH 1969: 399; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; HANDLIRSCH 1906—08: 708: HELM 1896: 224; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 108.

Nebria

Abdullah 1969: 399; Bachofen-Echt 1949: 105; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 61; Handlirsch 1906—08: 705; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 108; Scudder 1885: 804; — 1886: 84; — 1891: 555.

Nomaretus

Jeannel 1942: 193; — 1949: 67; — 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag]; Laurentiaux 1953: 477; Panin 1955: 27.

Odontonyx

Siehe: *Calathus.*

Ophonus

Siehe: *Harpalus (Ophonus).*

Planetes

Unsichere Bestimmung: Hope 1836: 139 [Ko].

Platynus

Siehe: *Agonum.*

Polyderis

P. antigua Erwin 1971

Erwin 1971: 234, Abb. 3, 5 (Habitus, Elytra). — [M].

Polystichus

Berendt 1845: 49, *56*; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 70; Handlirsch 1906—08: 707; Scudder 1885: 804; — 1886: 84; — 1891: 569.

Unsichere Bestimmung: Abdullah 1969: 399; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 108.

Protoscalidion Schaufuss 1889

Schaufuss, L. W. 1889: 266. — Typusart: *P. rugiae* Schaufuss 1889.

P. rugiae Schaufuss 1889

Handlirsch 1906—08: 708; Larsson 1978: 108; Schaufuss, L. W. 1889: 266; Scudder 1891: 571.

Pterostichus

Bachofen-Echt 1949: 105; Berendt 1845: 56; Fischer 1939: 97; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 67; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 712, 713; Helm 1896: 224; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 108; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 804; — 1886: 84; — 1891: 571.

Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 108.

P. (Lagarus)

Abdullah 1969: 399; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 108

Tarsitachys Erwin 1971

Erwin 1971: 233. — Typusart: *T. bilobus* Erwin 1971.

T. bilobus Erwin 1971

Erwin 1971: 233, Abb. 1, 2, 4 (Habitus, Fuß); Larsson 1978: 108.

Trechoides Motschulsky 1856

Motschulsky 1856: 26; Scudder 1885: 804; — 1886: 84. — Typusart: *T. fasciatus* Motschulsky 1856.

T. fasciatus Motschulsky 1856

Handlirsch 1906—08: 715; Larsson 1978: 108; Motschulsky 1856: 26; — 1868: 103; Scudder 1891: 590.

Trechus

Abdullah 1969: 399; Bachofen-Echt 1949: 105; Handlirsch 1906—08: 715; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 108.

T. aff. *minutus*
Handlirsch 1906—08: 715; Helm 1896: 224.

Fam. Cerambycidae

(„Cerambicinen", „Longicornia")

Abdullah 1967: 147; Andrée 1929 a: XVII; — 1951: 32; Bachofen-Echt 1949: 104, *113*, Abb. 93 (Habitus); Berendt 1845: 46, 49; Brues 1933: 395; Conwentz 1890: 130; Handlirsch 1906—08: 789, 790; Helm 1886: 271; — 1896: 229; Klebs 1889: 53+; — 1910: 238; Larsson 1965: 141; — 1978: 154; Laurentiaux 1953: 477; Menge 1856: 21; Motschulsky 1856: 25; Müller 1963: 213; Rüffle & Helms 1970: Farbtaf. Fig. 8; Schlee & Glöckner 1978: 27 [Do]; Statz 1938: 173; Weidner 1952: 65; Williamson 1932: 144; Zang 1905 b: 232.
Larven: Bachofen-Echt 1949: 19, Abb. 102 (Habitus); Larsson 1978: 155; Weidner 1952: 65.

Unterfamilien

Aseminae
Larsson 1978: 155.
Larve: Larsson 1978: 155.

Cerambycinae
Bachofen-Echt 1949: 113; Handlirsch 1925: 241, 242 [Ba, Ko]; Larsson 1978: 155.

Lamiinae
Bachofen-Echt 1949: 113; Handlirsch 1925: 242; Larsson 1978: 155, 156.

Lepturinae
Larsson 1978: 155, 156.

Gattungen

Acanthocinus

Hope 1836: 142.

Aenictosoma Schaufuss 1891

Schaufuss, C. 1891: 58. — Typusart: *A. doenitzi* Schaufuss 1891.

A. doenitzi Schaufuss 1891
Handlirsch 1906—08: 788; Helm 1897: 88; Korschefsky 1939: 12; Schaufuss, C. 1891: 60.

Anaglyptus

Bachofen-Echt 1949: 113.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1967: 147; Klebs 1910: 237; Statz 1938: 173.

Callidium

Abdullah 1967: 147; Anonymus 1887: 271; Bachofen-Echt 1949: 113; Berendt 1845: 46, 47, *56*; Fischer 1939: 97; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 128; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 741, 787; Hope 1836: 141 [Ko]; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 155; Scudder 1885: 794; — 1886: 73; — 1891: 481; Statz 1938: 173; Zang 1905 b: 232, 236, 240.
Larve: Larsson 1978: 155.

Cerambix

Siehe: *Cerambyx*.

Cerambyx

Berendt 1830: 30; Bloch 1776: 179, Taf. 5, Fig. 21 [Ko] -o-; Burmeister 1831: 1100; Handlirsch 1906—08: 705, 786, 1119 [Ba, Ko]; Hope 1836: 141 [Ba, Ko]; Meunier 1905: 206 [Ko] [Siehe Literaturnachtrag]; Scudder 1885: 794; — 1886: 73; — 1891: 488 [Ba, Ko]; Zang 1905 b: 232.
Larven: Conwentz 1890: 130; Goeppert 1883: 8, Taf. I, Fig. 5; Handlirsch 1906—08: 786; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 794; — 1886: 73; — 1891: 488.

C. dichoptera Dalman
Hope 1836: 141 [Ba oder Ko ?]. [Vermutlich Verwechslung mit *C. dichropterus* Dalman 1825].

C. dichropterus Dalman 1825
Dalman 1825: 402, Taf. V, Fig. 17 (Habitus); Handlirsch 1906—08: 1119; Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

Clytus

Giebel 1856 b: 181; Hope 1836: 142; Motschulsky 1856: 28.
Unsichere Bestimmung: Horn 1884: 181 [Ko].

C. pici Piton 1940
Piton 1940: 63.

Dorcadion

Unsichere Bestimmung: Handlirsch 1906—08: 788; Zang 1905 b: 240.

Dorcadionoides Motschulsky 1856

Motschulsky 1856: 27; Scudder 1885: 793; 1886: 73. — Typusart: *D. subaeneus* Motschulsky 1856.

D. subaeneus Motschulsky 1856
Handlirsch 1906—08: 789; Larsson 1978: 156; Motschulsky 1856: 27; — 1868: 103; Scudder 1891: 513.

Dorcaschema

Ander 1942: 26; Handlirsch 1913: 403.

D. succineum Zang 1905
Handlirsch 1906—08: 790; 1925: 242, Abb. 212 (Habitus — nach Zang 1905 b); Larsson 1978: 156; Müller 1963: 212, Abb. 289 (Habitus — nach Zang 1905 b); Zang 1905 b: 240, Taf. Fig. 6 (Habitus).

Gracilia

Abdullah 1967: 147; Bachofen-Echt 1949: 113; Klebs 1910: 237; Statz 1938: 173.

Grammoptera

Abdullah 1967: 147; Bachofen-Echt 1949: 113; Klebs 1910: 237, 238; Larsson 1978: 156; Statz 1938: 173.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1967: 147; Klebs 1910: 238; Statz 1938: 173.

Ibidion

I. alienum Quedenfeldt 1885
Handlirsch 1906—08: 1119; Meunier 1905: 209 [Siehe Literaturnachtrag]; Quedenfeldt 1885: 365. — [Ko].

Lamia

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 789; Hope 1836: 142; Scudder 1885: 793; — 1886: 73; — 1891: 543; Zang 1905 b: 233, 236.

Leptura

Anonymus 1887: 271; BACHOFEN-ECHT 1949: 113; BERENDT 1845: 46, 47, *56*, 58; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 132; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 787, 843; HELM 1896: 229; HOPE 1836: 137, 142; LARSSON 1978: 156; MENGE 1856: 21; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 793; — 1886: 73; — 1891: 546; STATZ 1938: 178; ZANG 1905 b: 232, 243, 244.
Unsichere Bestimmung: HORN 1884: 181 [Ko].
Larven: HANDLIRSCH 1906—08: 787; LARSSON 1978: 156; MENGE 1856: 23; SCUDDER 1885: 793; — 1886: 73; — 1891: 546.

Molorchus

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 128; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 739; SCUDDER 1885: 793; — 1886: 73; — 1891: 553; ZANG 1905 b: 233.

Necydalis

GIEBEL 1852: 656; HOPE 1836: 143; SCUDDER 1885: 793; — 1886: 73.
Unsichere Bestimmung: BERENDT 1845: 56; HANDLIRSCH 1906—08: 787; SCUDDER 1891: 556.

Nothorrhina

ABDULLAH 1967: 147; BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 155.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1967: 147; KLEBS 1910: 238; STATZ 1938: 173.

N. granulicollis ZANG 1905
HANDLIRSCH 1906—08: 787; LARSSON 1978: 155; ZANG 1905 b: 236, Taf., Fig. 2 (Habitus).

N. aff. *muricata*
HANDLIRSCH 1906—08: 786; HELM 1886: 272; — 1896: 229; LARSSON 1978: 155.

Obrium

ABDULLAH 1967: 147; BACHOFEN-ECHT 1949: 113; HANDLIRSCH 1906—08: 786; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 156; SCUDDER 1885: 793; — 1886: 73; — 1891: 557; STATZ 1938: 173.

O. aff. *testaceum*
BURMEISTER 1832: 635; GIEBEL 1856 a: 129; KEFERSTEIN 1834: 330.

Pachyta

ABDULLAH 1967: 147; BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 156; STATZ 1938: 173.

Palaeoasemum ABDULLAH 1967

ABDULLAH 1967: 148. — Typusart: *P. crowsoni* ABDULLAH 1967.

P. crowsoni ABDULLAH 1967
ABDULLAH 1967: 149, Taf. I, Fig. 1—3 (Habitus); — 1975: 397.

P. duffyi ABDULLAH 1967
ABDULLAH 1967: 149, Taf. II, Fig. 4—8 (Habitus); — 1975: 397.

Parmenops SCHAUFUSS 1891

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; SCHAUFUSS, C. 1891: 60. — Typusart: *P. longicornis* SCHAUFUSS 1891.

P. longicornis SCHAUFUSS 1891
HANDLIRSCH 1906—08: 788; HELM 1897: 88; KORSCHEFSKY 1939: 12, Taf. 1, Fig. 3 a—b (Habitus, Bein); SCHAUFUSS, C. 1891: 61 [Abb. — siehe: KORSCHEFSKY 1939].

Pogonocherus
(*Pogonochaerus*)

P. jaekeli ZANG 1905
HANDLIRSCH 1906—08: 789; LARSSON 1978: 156; ZANG 1905 b: 233, Taf. Fig. 5 (Habitus).

Saperda

BERENDT 1845: 47, 56; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 132; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 788, 790; HOPE 1836: 137, 141, 142; LARSSON 1978: 156; MENGE 1856: 21; MOTSCHULSKY 1856: 28, 30; SCUDDER 1885: 793; — 1886: 73; — 1891: 577; STATZ 1938: 179; ZANG 1905 b: 232, 240, 243.
Larven: HANDLIRSCH 1906—08: 790; LARSSON 1978: 156; SCUDDER 1885: 793, Abb. 1023, 1023 a (Habitus, 2. Abdominalsegment); — 1886: 73; — 1891: 577.

Spondylis

SCUDDER 1885: 794; — 1886: 73.
Larven: HANDLIRSCH 1906—08: 786; LARSSON 1978: 155; SCUDDER 1885: 794, Abb. 1025, 1025 a (Habitus, 1. Abdominalsegment); — 1886: 73; — 1891: 583.

S. crassicornis GIEBEL 1856
GIEBEL 1856 a: 127; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 785; LARSSON 1978: 155; SCUDDER 1891: 583.

S. aff. *buprestoides*
KLEBS 1889: 86 (Kat.-Nr. 3229).

Stenocorus

HOPE 1836: 142.

Strangalia

ABDULLAH 1967: 147; BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 156; STATZ 1938: 173.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1967: 147; KLEBS 1910: 238; STATZ 1938: 173.

S. berendtiana ZANG 1905
HANDLIRSCH 1906—08: 787; LARSSON 1978: 156; ZANG 1905 b: 243, Taf., Fig. 3 (Habitus).

Tetropium

ABDULLAH 1967: 147; BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 238; STATZ 1938: 173.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1967: 147; KLEBS 1910: 238; STATZ 1938: 173.

Fam. Cerophytidae

ŽERICHIN 1980: 60 [R] [Siehe Literaturnachtrag]; ŽERICHIN & SUKAČEVA 1973: 19 [R].

Gattungen

Aphytocerus ŽERICHIN 1977

ŽERICHIN 1977: 131. — Typusart: *A. communis* ŽERICHIN 1977.

A. communis ŽERICHIN 1977
SCHLÜTER 1978: 127; ŽERICHIN 1977: 133, Abb. 72 a, b, v, g, d (Kopf, Genitalien, Fühler, Tarsus Tibia), Taf. XII, Fig. 1 a—b (Kopf, Brustteil, Genitalien). — [R].

A. dolganicus ŽERICHIN 1977
SCHLÜTER 1978: 127; ŽERICHIN 1977: 134, Abb. 72 e (Tibia). — [R].

Fam. Cerylonidae

Siehe: Colydiidae — Ceryloninae.

Fam. Cetoniidae

Siehe: Scarabaeidae — Cetoniinae.

Fam. Chrysomelidae

ANDER 1942: 25, 26, 36; ANDRÉE 1951: 56; BACHOFEN-ECHT 1949: 103, 105, *113*, Abb. 95 (Habitus); BERENDT 1845: 47, *56*; BRUES 1933: 395; CRANE & JARZEMBOWSKI 1980: 634 [Siehe Literaturnachtrag]; HANDLIRSCH 1906—08: 799 [Die hier u. a. aufgeführten Chrysomelidae — ROBERT sind keine Bernstein-Fossilien]; HELM 1886: 271, 276; — 1896: 229; HOPE 1836: 142; HORN 1884: 181 [Ko]; HURD et al. 1962: 110 [M]; KATINAS 1971: 33; KELNER-PILLAULT 1970: 11; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1965: 141; — 1978: 74; QUIEL 1911: 187; WEIDNER 1952: 69; WEITSCHAT et al. 1978: 34; WILLIAMSON 1932: 144; ŽERICHIN 1980: 61 [Siehe Literaturnachtrag].

Unterfamilien

Cassidinae (auch: Cassidae)
BACHOFEN-ECHT 1949: 113; HANDLIRSCH 1925: 241 [Ba, Ko]; HOPE 1836: 142.

Chrysomelinae
BACHOFEN-ECHT 1949: 113; HANDLIRSCH 1925: 241 [Ba, Ko].

Clytrinae
BACHOFEN-ECHT 1949: 113; HANDLIRSCH 1925: 241 [Ba, Ko].

Criocerinae
BACHOFEN-ECHT 1949: 113; HANDLIRSCH 1925: 240.

Cryptocephalinae (auch: Cryptocephalidae)
KLEBS 1889: 53+; WILLIAMSON 1932: 144.

Galerucinae
BACHOFEN-ECHT 1949: 113.

Halticinae (auch: Halticidae)
HANDLIRSCH 1906—08: 1123 [Ko]; KLEBS 1889: 53+; SCUDDER 1891: 454*); WILLIAMSON 1932: 144.
*) Die hier angeführten Halticini — ROBERT sind keine Bernstein-Fossilien.

Hispinae (auch: Hispidae)
BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1889: 53+; WILLIAMSON 1932: 144.

Tribus

Oposispini UHMANN 1939
CROWSON 1965: 133; — 1975: 75; UHMANN 1939: 18; — 1959: 353.

Gattungen

Altica

Siehe: *Haltica*.

Anisodera

ANDER 1942: 26.

Auchenia

Siehe: *Zeugophora*.

Cassida

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; FISCHER 1939: 97; HANDLIRSCH 1906—08: 797; HOLL 1829: 138; HOPE 1836: 142 [Ko]; KLEBS 1910: 238; MENGE 1856: 21; SCUDDER 1885: 792; — 1886: 71; — 1891: 486.

Chalepus
(*Odontota*)

HANDLIRSCH 1906—08: 797; MENGE 1856: 21; SCUDDER 1885: 792; — 1886: 71; — 1891: 558.

Chrysomela

Berendt 1845: 54, *56*; Brongniart 1827: 233; Fischer 1939: 97; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 121; — 1856 b: 181; Gravenhorst 1834: 92; Handlirsch 1906—08: 793, 794; Holl 1829: 138; Hope 1836: 142 [Ba, Ko]; Keferstein 1834: 328; Menge 1856: 21; Schweigger 1819: 103; Scudder 1885: 792; — 1886: 72; — 1891: 491; Serres 1829: 241.

Larven: Handlirsch 1906—08: 794; Larsson 1978: 75; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 792; — 1886: 72; — 1891: 491.

C. *minutissima* Schaufuss*)

Helm 1896: 229; — 1897: 88.

*) Angeblich von Schaufuss, C. 1891 beschrieben. In der von Helm angegebenen Arbeit ist die Beschreibung nicht enthalten; die Art wird auch nicht bei Handlirsch 1906—08 genannt.

C. *succini* Giebel 1856 [1856 a]

Giebel 1856 a: 120; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 794; Larsson 1978: 74; Scudder 1891: 492.

Colaspis

Hope 1836: 142 [Ko].

Colasposoma

Handlirsch 1906—08: 793; Scudder 1885: 792; — 1886: 72; — 1891: 499; Smith 1868: 184, Taf., Fig. 8 (Habitus).

Crepidodera

Bachofen-Echt 1949: 113; Klebs 1910: 238.

C. *antiqua* Gressitt 1971

Gressitt 1971: 63, Abb. 1—2 (Habitus, Beine). — [M].

Criocerina Germar 1813

Germar 1813: 14. — Typusart: C. *pristina* Germar 1813.

C. *pristina* Germar 1813*)

Germar 1813: 14; Giebel 1856 a: 116; Handlirsch 1906—08: 792; Hope 1836: 142; Schlechtendal 1888: 474, 478; Scudder 1891: 502.

*) Siehe auch: *Crioceris pristina* (Germar 1813).

Crioceris

Bachofen-Echt 1949: 113; Burmeister 1832: 635; Giebel 1856 a: 116; Handlirsch 1906—08: 792; Hope 1836: 142; Keferstein 1834: 328; Klebs 1910: 238; Menge 1856: 21; Scudder 1885: 793; — 1886: 72; — 1891: 502.

C. *pristina* (Germar 1813)*)

Giebel 1856 a: 116; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 792; Larsson 1978: 74; Scudder 1891: 502.

*) Siehe auch: *Criocerina pristina* Germar 1813.

Cryptocephalus

Bachofen-Echt 1949: 113; Giebel 1852: 655; Handlirsch 1906—08: 792; Helm 1886: 277; Hope 1836: 142 [Ba, Ko]; Klebs 1910: 238; Menge 1856: 21; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 792; — 1886: 72; — 1891: 502.

C. aff. *sericeus*

Handlirsch 1906—08: 792; Helm 1886: 272; — 1896: 229.

Donacia

Bachofen-Echt 1949: 113; Ermisch 1942: 128; Giebel 1856 a: 116; Goecke 1943:

349, 350; Handlirsch 1906—08: 791; Helm 1886: 277; — 1896: 229; — 1897: 89; Jolivet 1970: 7, 65; Katinas 1971: 33; Klebs 1910: 238.

Electrolema Schaufuss 1891

Bachofen-Echt 1949: 113; Schaufuss, C. 1891: 62. — Typusart: *E. baltica* Schaufuss 1891.

E. baltica Schaufuss 1891

Handlirsch 1906—08: 792; Helm 1896: 229; — 1897: 88; Korschefsky 1939: 12, Taf. 1, Fig. 4 (Habitus); Larsson 1978: 74; Schaufuss, C. 1891: 63*); Uhmann 1959: 353.

*) Abb. — siehe Korschefsky 1939.

Eumolpus

Handlirsch 1906—08: 793; Helm 1896: 229; Hope 1836: 142 [Ko].

Galeruca

Anonymus 1887: 271; Berendt 1845: 46, 49, *56*; Burmeister 1832: 635; Fischer 1939: 97; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 122; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 796*), 797; Helm 1886: 277; Hope 1836: 142; Keferstein 1834: 328; Menge 1856: 21; Quiel 1911: 187; Scudder 1885: 792; — 1886: 71; — 1891: 523*).

*) Die hier u. a. angeführte *Galeruca* — Robert ist kein Bernstein-Fossil.

Galerucella

Bachofen-Echt 1949: 113; Klebs 1910: 238.

Hadroscelus Quedenfeldt 1885

Quedenfeldt 1885: 364. — Typusart: *H. schulzii* Quedenfeldt 1885.

H. schulzii Quedenfeldt 1885

Handlirsch 1906—08: 1123; Meunier 1905: 209 [Siehe Literaturnachtrag]; Quedenfeldt 1885: 364. — [Ko].

Haemonia

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 116; — 1856 b: 181; Goecke 1943: 340, *347;* Handlirsch 1906—08: 792; Scudder 1885: 793; — 1886: 72; 1891: 528.

Haltica

Anonymus 1887: 271; Berendt 1845: 46, 49, *56*; Burmeister 1831: 1100; — 1832: 635; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 122; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 795, 796; Helm 1896: 229; Hope 1836: 142; Keferstein 1834: 328; Menge 1856: 21; Scudder 1885: 792; — 1886: 71; — 1891: 528.

Hispa

Hope 1836: 137, 142; Klebs 1910: 238.

„*Inclusus* Žerichin, in litt.“

Žerichin 1971 a: 323.

„*I. mirabilis* Žerichin, in litt.“

Žerichin 1968: 156; — 1971 b: 198.

Lamprosoma

Hope 1836: 143 [Ba oder Ko?].

Lema

Handlirsch 1906—08: 791; Helm 1896: 229.

Luperus

Hope 1836: 142.

Melasoma

MOTSCHULSKY 1856: 25 („*Melasomes*“).

Monolepta

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 238.

Nodostoma

BACHOFEN-ECHT 1949: 113.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 238.

Ochrosis

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 238.

Odontota

Siehe: *Chalepus.*

Oposispa UHMANN 1939

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; UHMANN 1939: 21. — Typusart: O. *scheelei* UHMANN 1939.

O. *scheelei* UHMANN 1939
LARSSON 1978: 74; UHMANN 1939: 21, Abb. 6—7 (Halsschild, Fühler), Taf. IV, Fig. 8 (Habitus); — 1959: 353; WEIDNER 1952: 88.

Pachnephorus

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 238.

Profidia GRESSITT 1963

GRESSITT 1963: 108. — Typusart: *P. nitida* GRESSITT 1963.

P. nitida GRESSITT 1963
GRESSITT 1963: 108, Abb. 1 (Habitus). — [M].

Protanisodera QUIEL 1909

KOLBE 1925: 150; QUIEL 1909: 50; UHMANN 1959: 353. — Typusart: *P. glaesi* QUIEL 1909.

P. glaesi QUIEL 1909
QUIEL 1909: 51; UHMANN 1959: 353.

Pseudocolaspis

BACHOFEN-ECHT 1949: 113.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 238.

Sucinagonia UHMANN 1939

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; UHMANN 1939: 18. — Typusart: *S. javetana* UHMANN 1939.

S. javetana UHMANN 1939
LARSSON 1978: 74; MÜLLER 1963: 212, Abb. 288 (Habitus); UHMANN 1939: 19, Abb. 1—4 (Kopf mit Halsschild, Fühler, Elytra, Sternum), Taf. IV, Fig. 5 (Habitus); — 1959: 353; WEIDNER 1952: 88.

Zeugophora
(*Auchenia*)

HOPE 1836: 142.

Fam. Cicindelidae

ANDRÉE 1951: 56; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; HANDLIRSCH 1925: 226 [Ba, Ko]; LARSSON 1978: 109; WILLIAMSON 1932: 143.

Gattungen

*Cicindela**)

HOPE 1836: 139.
*) Siehe auch: *Odontochila.*

Collyris

LARSSON 1978: 109.

Megacephala

M. (Tetracha)

M. (Tetracha) carolina
ANDER 1942: 26, 40; ANDRÉE 1951: 56; BACHOFEN-ECHT 1949: 105; HANDLIRSCH 1906—08: 705, 1178; — 1908: (206); — 1913: 402; — 1925: 226; HATCH 1926: 140; HORN 1906: 329; — 1908—15: 55+; — 1926: 9; JACOBI 1937: 764; JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67; — 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag]; KOLBE 1925: 150; LAPOUGE 1930: 157; LARSSON 1965: 136; — 1978: 109; LINDROTH 1957: 307; RÜSCHKAMP 1932: 18; SKALSKI 1975: 164; WEIDNER 1952: 63; WHEELER 1915: 11; WILLIS 1967: 229; ZANG 1905 b: 233.

*Odontochila**)

BRULLÉ 1839: 17 -o-; HANDLIRSCH 1906—08: 704, 1354, 1360 [Ba = Ko]; HORN 1907: 461 [Ba = Ko]; 1908—15: 55 [Ba = Ko]; 1926: 9 [Ba = Ko]; SCUDDER 1885: 804; — 1886: 85; — 1891: 493.
*) Von HANDLIRSCH 1906—08 und SCUDDER 1891 unter: „*Cicindela (Odontochila)*“ angeführt. Siehe auch: *Pogonostoma chalybaeum.*

Pogonostoma

P. chalybaeum
HANDLIRSCH 1906—08: 1360 [Ko]; — 1925: 226 [Ko]; HORN 1907: 461 [Ko]; — 1908—15: 55 [Ko]; — 1926: 9 [Ko].

Fam. Ciidae

Siehe: Cisidae.

Fam. Cioidae

Siehe: Cisidae.

Fam. Circaeidae JABLOKOV-CHNZORJAN 1961

CROWSON 1975: 77; CROWSON & VIEDMA 1964: 99; JABLOKOV-CHNZORJAN 1961: 209; LARSSON 1978: 146.

Gattungen

Circaeus JABLOKOV-CHNZORJAN 1961

ABDULLAH 1964: 332; CROWSON 1975: 77; CROWSON & VIEDMA 1964: 99, 100; JABLOKOV-CHNZORJAN 1961 a: 209. — Typusart: *C. borisjaki* JABLOKOV-CHNZORJAN 1961.

C. borisjaki JABLOKOV-CHNZORJAN 1961
JABLOKOV-CHNZORJAN 1961 a: 210, Abb. 1 a, b, v, g, d, e (Habitus, Fühler, Tarsen, Legeröhre); LARSSON 1978: 146, Abb. 53 (nach JABLOKOV-CHNZORJAN 1961 a).

Fam. Cisidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; HANDLIRSCH 1906—08: 760; HELM 1896: 228; LARSSON 1965: 141; — 1978: 145; WILLIAMSON 1932: 144.
Larven: LARSSON 1978: 145.

Gattungen

Cis

Bachofen-Echt 1949: 110; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 76; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 760; — 1925: 234; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 145; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 795; — 1886: 75; — 1891: 493.

Fam. Cistelidae

Siehe: Alleculidae.

Fam. Clambidae

Bachofen-Echt 1949: 106; Crowson et al. 1967: 526; Larsson 1965: 141; — 1978: 161; Laurentiaux 1953: 477; Žerichin 1980: 59 [Siehe Literaturnachtrag].

Gattungen

Clambus

Bachofen-Echt 1949: 106; Handlirsch 1925: 228; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 161; Müller 1963: 212.

Fam. Clavigeridae

Siehe: Pselaphidae — Clavigerinae.

Fam. Cleridae

Horn 1884: 181 [Ko]; Bachofen-Echt 1949: 109, Abb. 99 (Habitus); Crowson 1964: 303; — 1965: 133; Crowson et al. 1967: 527; Handlirsch 1906—08: 742; Helm 1886: 271; — 1896: 228; Klebs 1889: 53+; — 1910: 238; Larsson 1965: 141; — 1978: 149; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 258; Schlee 1980: 37, Taf. 20 (Habitus, Flügeldeckenskulptur) [Do]; Scudder 1891: 455; Weidner 1952: 66; Williamson 1932: 144; Žerichin 1980: 60 [Siehe Literaturnachtrag].

Unterfamilien

Clerinae
Bachofen-Echt 1949: 109; Crowson 1964: 304; — 1965: 133; Handlirsch 1925: 232 [Ba, Ko].

Corynetinae
Bachofen-Echt 1949: 109.

Phyllobaeninae
Larven: Larsson 1978: 150.

Tillinae
Crowson 1965: 133.

Gattungen

Clerus

Foord 1890: 95, Taf. Fig. 2, 2 a—b (Habitus, Kopf, Bein); Menge 1856: 21; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 796; — 1886: 75; Williamson 1932: 202.

C. *nigripes*
Hope 1836: 139 [Ko].

C. *ocymatodera*
Horn 1884: 181 [Ko].

C. *succini* Giebel 1862
Giebel 1862: 320; Handlirsch 1906—08: 742; Hennig 1966: 5; Klebs 1910: 221; Scudder 1891: 496. — [Ba = Ko].

Corynetes

Bachofen-Echt 1949: 109; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 45; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 742; — 1925: 232; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 796; — 1891: 501.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 238.

Necrobia

Bachofen-Echt 1949: 109; Handlirsch 1925: 232.

Necrobinus

Klebs 1910: 238.

Opilo
(*Opilus*)

Bachofen-Echt 1949: 109; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 45; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 742; Hope 1836: 139; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 149; Scudder 1885: 796; — 1891: 560.

Prospinoza Crowson 1964

Crowson 1964: 310. — Typusart: *P. baltica* Crowson 1964.

P. baltica Crowson 1964
Abdullah 1975: 393; Crowson 1964: 303, *310*, Taf. I, Fig. 1—4 (Habitus, Metathorax mit Teil des Abdomens); Crowson et al. 1967: 527.

Stigmatium

Handlirsch 1925: 232 [Ko].

St. 2-fasciatum Hope 1837
Hope 1837: 54, Taf. VII, Fig. 7, 7 a—c (Habitus, Palpen, Tarsus). Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

Tarsostenus

Bachofen-Echt 1949: 109; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 149.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 149.

Thanasimus

Hope 1836: 139.

Tillus

Bachofen-Echt 1949: 109; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 45; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 742; Hope 1836: 139 [Ko]; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 149; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 796; — 1891: 589.
Unsichere Bestimmung: Crowson 1964: 303; Klebs 1910: 238.

T. 9-maculatus Hope 1837
Hope 1837: 54, Taf. VII, Fig. 6, 6 a—b (Habitus, Fühler, Tarsus); Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

T. nigripes Dalman 1825
Dalman 1825: 403; Handlirsch 1906—08: 1115; Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

Trichodes

Bachofen-Echt 1949: 109; Handlirsch 1906—08: 742; Helm 1896: 228; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 149.
Unsichere Bestimmung: Crowson 1964: 303; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 149.

Trogodendron

Motschulsky 1856: 28.

Fam. Coccinellidae

Bachofen-Echt 1949: 111; Berendt 1845: 46, *56*; Handlirsch 1906—08: 776; Helm 1886: 271; — 1896: 229; Hurd et al. 1962: 110 [M]; Klebs 1889: 53+; — 1910: 238; Larsson 1965: 141; — 1978: 121; Menge 1856: 21; Williamson 1932: 144.

Unterfamilien

Coccinellinae

Bachofen-Echt 1949: 111; Handlirsch 1925: 235 [Ba, Ko].

Gattungen

Coccinella

Berendt 1845: 49, *56*; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 124; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 774; Hope 1836: 142; Larsson 1978: 121; Menge 1856: 21; Scudder 1885: 800; — 1886: 80; — 1891: 497.
Larven: Handlirsch 1906—08: 774; Larsson 1978: 121; Menge 1856: 23; Scudder 1886: 80; — 1891: 497.

Coelopterus

Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 122.

Pharoscymnus
(*Pharus*)

Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 122.

Platynaspis

Bachofen-Echt 1949: 111.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 122.

Scymnus

Bachofen-Echt 1949: 111; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 124; Handlirsch 1906—08: 776; Helm 1896: 230; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 122; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 800; — 1886: 80; Weidner 1952: 66.
Unsichere Bestimmung: Berendt 1845: 56; Handlirsch 1906—08: 776; Scudder 1891: 579.

Fam. Colydiidae

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Brues 1933: 395; Helm 1886: 271; Klebs 1889: 52+; — 1910: 238; Larsson 1965: 141; — 1978: 160; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 262; Weidner 1952: 66; Williamson 1932: 143.
Larven: Larsson 1978: 161.

Unterfamilien

Colydiinae

Handlirsch 1925: 234.

Ceryloninae (auch: Cerylonidae)

Žerichin 1980: 61 [R] [Siehe Literaturnachtrag].

Gattungen

Apistus

Siehe: *Rhopalocerus.*

Bothrideres

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Handlirsch 1925: 234; Klebs 1910: 238; Scudder 1885: 800; — 1886: 79; — 1890: 91.

B. succinicola STEIN 1881
HANDLIRSCH 1906—08: 773; LARSSON 1978: 160; SCUDDER 1891: 475; STEIN 1881: 221.

B. kuenowi STEIN 1881
HANDLIRSCH 1906—08: 773; LARSSON 1978: 160; SCUDDER 1891: 475; STEIN 1881: 221.

Cicones

HANDLIRSCH 1906—08: 773; HELM 1896: 227.

Colydium

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 125; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 773; LARSSON 1978: 160; SCUDDER 1885: 800; — 1886: 79; — 1891: 500.

Coxelus

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

Diodesma

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

Endophloeus

HANDLIRSCH 1906—08: 773; HELM 1896: 227.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1964: 331; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

Murmidius

BACHOFEN-ECHT 1949: 111.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1964: 331; HANDLIRSCH 1925: 234; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

Rhopalocerus
(*Apistus*)

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

Synchita

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

Xylolaemus

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

X. aff. *fasciculosus*
KLEBS 1910: 238.

Fam. Corylophidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; LARSSON 1965: 141; — 1978: 161; WILLIAMSON 1932: 144.
Unsichere Bestimmung: HIURA & MIYATAKE 1974: 391 [Ko].
Larve: LARSSON 1978: 161.

Gattungen

Corylophus

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; HANDLIRSCH 1925: 228; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 161.

Fam. Cossonidae

Siehe: Curculionidae — Cossoninae.

Fam. Cryptocephalidae

Siehe: Chrysomelidae — Cryptocephalinae.

Fam. Cryptophagidae

Brues 1933: 395; Crowson 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Handlirsch 1906—08: 772; Helm 1886: 271; — 1896: 227; Klebs 1889: 52+; — 1910: 238; Larsson 1965: 141; — 1978: 160; Williamson 1932: 143; Žerichin 1980: 61 [R] [Siehe Literaturnachtrag].

Cryptophaginae*): Bachofen-Echt 1949: 111; Handlirsch 1925: 233 [Ba, Ko].

*) Von beiden genannten Autoren als Unterfamilie der Erotylidae angeführt.

Gattungen

Antherophagus

Bachofen-Echt 1949: 111.

Unsichere Bestimmung: Crowson 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Klebs 1910: 238.

Atomaria

Bachofen-Echt 1949: 111; Crowson 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Handlirsch 1925: 234; Klebs 1910: 238; Larsson 1978: 160.

Unsichere Bestimmung: Crowson 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Klebs 1910: 238.

Cryptophagus

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 50; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 772; Hope 1836: 140 [Ba, Ko]; Scudder 1885: 799; — 1886: 79; — 1891: 503.

Emphylus

Bachofen-Echt 1949: 111.

Unsichere Bestimmung: Crowson 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Klebs 1910: 238.

Micrambe

Bachofen-Echt 1949: 111; Crowson 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Klebs 1910: 238.

Nganasania Žerichin 1977

Žerichin 1977: 138. — Typusart: *N. khetica* Žerichin 1977.

N. khetica Žerichin 1977

Schlüter 1978: 127; Žerichin 1977: 139, Abb. 74 a, b, v, g (Habitus, Bein, Fühler), Taf. XII, Fig. 3 (Habitus). — [R].

Telmatophilus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Crowson 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Klebs 1910: 238, 240.

Fam. Cucujidae

Bachofen-Echt 1949: 105, *110*; Brues 1933: 395; Helm 1886: 271; Hurd et al. 1962: 110 [M]; Klebs 1889: 52+; — 1910: 238; Larsson 1965: 141; — 1978: 160; Schlee 1980: 27, Taf. 14 (Habitus, Rotfärbung); Williamson 1932: 143.

Unterfamilien

Cucujinae

Handlirsch 1925: 233 [Ba, Ko].

Passandrinae (auch: Passandridae)
JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67; ŽERICHIN & SUKAČEVA 1973: 19 [R].

Gattungen

Airaphilus

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; GOECKE 1943: 349; HANDLIRSCH 1925: 232; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

A. denticollis ERMISCH 1942
ERMISCH 1942: 128, 1 Abb. (Habitus).

Cucujus

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; HOPE 1836: 141 [Ba oder Ko?]; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

Europs

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 241.

Hectarthrum

Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 238.

Nausibius

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.
Unsichere Bestimmung: HANDLIRSCH 1925: 232.

Passandra

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; HANDLIRSCH 1906—08: 771; — 1925: 233; HEER 1859: 310 [Siehe Literaturnachtrag]; MENGE 1856: 21; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 800; — 1886: 79; — 1891: 563.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 238.

Platisus
(*Platysus*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160.

Silvanus
(*Sylvanus*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; GIEBEL 1852: 656; — 1856a: 125; — 1856b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 771; — 1925: 232; HELM 1896: 227; HOPE 1836: 140, 141; KLEBS 1910: 238; LARSSON 1978: 160; MENGE 1856: 21; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 800; — 1886: 79; — 1891: 581.
Unsichere Bestimmung: BERENDT 1845: 56; HANDLIRSCH 1906—08: 771; SCUDDER 1891: 586.

Fam. Cupedidae

(Cupidae, Cupitidae)

ANDER 1942: 26, 47, 56, 57, Karte 4 (Verbreitung rezent und im Succinit); BACHOFEN-ECHT 1949: *106*, 115; HANDLIRSCH 1906—08: 1178; LARSSON 1978: 152; LAURENTIAUX 1953: 477; LINDROTH 1957: 307, Abb. 60 (Verbreitungskarte nach ANDER 1942); MÜLLER 1963: 213; QUIEL 1911: 191; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 243.

Gattungen

Cupes

ANDER 1942: 51, 63, 65, Karte 4 (Verbreitung rezent und im Succinit); BACHOFEN-ECHT 1949: 106; BERENDT 1845: *56*, 60; GIEBEL 1852: 655; — 1856a: 76; —

1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 721; — 1925: 227; HOPE 1836: 143; KLEBS 1910: 238; KOLBE 1925: 149; LARSSON 1978: 152; LAURENTIAUX 1953: 477; SCUDDER 1885: 795; — 1886: 75; — 1891: 503.

C. rohdendorfi JABLOKOV-CHNZORJAN 1960

JABLOKOV-CHNZORJAN 1960: 91, Abb. 1 a—b (Habitus); LARSSON 1978: 152, Abb. 55 (Habitus nach JABLOKOV-CHNZORJAN 1960).

*C. tertianus**)

KOLBE 1925: 150.

*) Von KOLBE 1925 erwähnt, aber nicht beschrieben.

C. tesselatus (MOTSCHULSKY 1856)*)

PONOMARENKO 1973: 101.

*) Siehe auch: *Cupoides tessellatus* MOTSCHULSKY 1856 bzw. *Priacma tessellata* (MOTSCHULSKY 1856).

Cupoides MOTSCHULSKY 1856

MOTSCHULSKY 1856: 27; SCUDDER 1885: 795; — 1886: 75. — Typusart: *C. tessellatus* MOTSCHULSKY 1856.

C. tessellatus MOTSCHULSKY 1856*)

ATKINS 1963: 143; HANDLIRSCH 1906—08: 721; MOTSCHULSKY 1856: 27; — 1868: 103; PEYERIMHOFF 1909: 58; SCUDDER 1891: 503.

*) Siehe auch: *Priacma tessellata* (MOTSCHULSKY 1856) bzw. *Cupes tesselatus* (MOTSCHULSKY 1856).

Priacma

ANDER 1942: 26, 51, Karte 4 (Verbreitung rezent und im Succinit); ANDRÉE 1951: 56; BACHOFEN-ECHT 1949: 106; HANDLIRSCH 1913: 403; — 1925: 227; JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67; — 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag]; KOLBE 1925: 149; LARSSON 1978: 152; LAURENTIAUX 1953: 477; MÜLLER 1963: 213.

P. tessellata (MOTSCHULSKY 1856)*)

ANDRÉE 1951: 57, Abb. 11 (Käfer zwischen Holzschichten nach PEYERIMHOFF 1909); ATKINS 1963: 143; KOLBE 1925: 150; PEYERIMHOFF 1909: 58, Abb. 1 (Käfer zwischen Holzschichten), Abb. 2 (Pronotum).

*) Siehe auch: *Cupoides tessellatus* MOTSCHULSKY 1856 bzw. *Cupes tesselatus* (MOTSCHULSKY 1856).

Fam. Curculionidae

ANDER 1942: 25, 36; ANDRÉE 1929 b: 150 [Ko]; — 1951: 56; BACHOFEN-ECHT 1928 a: Taf., Fig. 2 (Habitus); — 1949: 102, *113*, Abb. 87 u. 97 (Habitus); BERENDT 1845: 49; BRUES 1933: 395; BURMEISTER 1832: 635; DURHAM 1957: 4, Abb. (Habitus nach LEY 1951) [Siehe Literaturnachtrag]; FISCHER 1939: 97; HANDLIRSCH 1906—08: 834; — 1925: 244; HELM 1886: 271, 276; — 1896: 228; — 1899: 37; JEANNEL 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag]; KATINAS 1971: 33; KLEBS 1889: 53+; — 1910: 239; LARSSON 1965: 141; — 1978: 75, 157; LEY 1951: Titelbild (Habitus) [Siehe Literaturnachtrag]; MENGE 1856: 22; MOTSCHULSKY 1856: 25 („Rhynchocephales"); REINEKING VON BOCK 1981: 49, Abb. 3 (Habitus) [Do] [Siehe Literaturnachtrag]; SCHLEE & GLÖCKNER 1978: 27 [Do]; SCUDDER 1885: 788; — 1886: 67; — 1891: 455; VOSS 1953: 119; WEIDNER 1952: 65, 69; WEITSCHAT et al. 1978: 34, Abb. 26 (Habitus); WILLIAMSON 1932: 144; ŽERICHIN 1968: 156.

Unterfamilien

Apioninae (auch: Apionidae)

BACHOFEN-ECHT 1949: 114, Abb. 98 (Habitus); HANDLIRSCH 1925: 244; HIURA & MIYATAKE 1974: 391 [Ko]; SCUDDER 1885: 787.

Brachyderinae

VOSS 1953: 139.

Cossoninae (auch: Cossonidae)
Hurd et al. 1962: 110 [M].
Cryptorrhynchinae
Hills 1957: 17 [V]; Oke 1957: 30 [V]; Voss 1953: 139.
Curculioninae
Bachofen-Echt 1949: 114; Handlirsch 1925: 243 [Ba, Ko].
Otiorrhynchinae
Bachofen-Echt 1949: 113; Handlirsch 1925: 243.
Oxycoryninae (auch: Oxycorynidae)
Crowson 1960: 131; — 1975: 79.
Rhynchitinae
Handlirsch 1925: 244 [Ba, Ko].

Tribus

Calandrini (auch: Calandride, Calandrinen)
Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 157; Voss 1953: 120.
Cossonini (auch: Cossonide, Cossini, Cossoninen)
Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 157; Voss 1953: 120.
Rhinomacerini (auch: Nemonychidae)
Crowson 1975: 79.
Tychinini (auch: Tychinide)
Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 76.

Gattungen

Acalles

Bachofen-Echt 1949: 114; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 157; Voss 1953: 120.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239; Voss 1953: 120.

Acicnemis

A. fossilis Kleine 1924
Kleine 1924: 161. — [Ko].

„*Akulosamphus*“

Handlirsch 1925: 244 [Ko].

Ampharthropelma Voss 1972

Voss 1972: 176. — Typusart: *A. decipiens* Voss 1972.
A. decipiens Voss 1972
Larsson 1978: 75; Voss 1972: 177, Abb. 7, 8, 13 (Habitus, Tibia, Tarsen).

Anchorthorrhinus Voss 1953

Voss 1953: 131. — Typusart: *A. incertus* Voss 1953.
A. incertus Voss 1953
Larsson 1978: 75; Voss 1953: 132, Abb. 9 a, 10 a (Habitus, Bein); Žerichin 1971 b: 199.

Anthonomus

Bachofen-Echt 1949: 114; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75; Voss 1953: 120.

Apion

Bachofen-Echt 1949: 114; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a:

136; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 822; HELM 1896: 228; — 1899: 37; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 75, 76; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1886: 67; — 1891: 469; VOSS 1953: 120; — 1972: 167, 168; WAGNER 1912: 39.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 239; VOSS 1953: 120.

A. anderseni VOSS 1972
LARSSON 1978: 75; VOSS 1972: 171, Abb. 3, 11 (Habitus).

A. khnzoriani ŽERICHIN 1971 [1971 b]
ŽERICHIN 1968: 156; — 1971 a: 322; — 1971 b: 199, *204*, Abb. 2 a, b, v (Kopf, Bein, Fühler), Taf. X, Fig. 1 (Habitus).

A. subdiscedens VOSS 1953
LARSSON 1978: 75; VOSS 1953: 126, Abb. 5 (Habitus); ŽERICHIN 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

A. (Electrapion) WAGNER 1924

WAGNER 1924: 134. — Typusart: *A. (Electrapion) kuntzeni* WAGNER 1924.

A. (Electrapion) kuntzeni WAGNER 1924
VOSS 1953: 127; WAGNER 1924: 134; ŽERICHIN 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

*Archimetrioxena**) VOSS 1953

MARSHALL 1955: 20; VOSS 1953: 123; — 1957: 95; ŽERICHIN 1971 b: 199. — Typusart: *A. electrica* VOSS 1953.

A. electrica VOSS 1953
LARSSON 1978: 75; VOSS 1953: 124, Abb. 3 (Habitus); — 1957: 100, 102; ŽERICHIN 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

*) Vom Autor zur Familie Attelabidae gestellt.

Attelabus

BLOCH 1776: 168, Taf. 3, Fig. 7—8 [Ko] -o-; HANDLIRSCH 1906—08: 1125 [Ko]; SCUDDER 1891: 471 [Ko].

Bagous

HANDLIRSCH 1906—08: 821; HELM 1896: 228; — 1899: 37; LARSSON 1978: 75.

Balaninus

Siehe: *Curculio.*

Balanobius

Siehe: *Curculio.*

Calandra

HOPE 1836: 141 [Ko]; SCUDDER 1885: 788*); — 1886: 66*).

*) Nach SCUDDER wird die Gattung von PICTET als Bernstein-Einschluß erwähnt; vermutlich falsches Zitat — siehe hierzu HANDLIRSCH 1906—08: 833.

Car

C. succinicus VOSS 1953
LARSSON 1978: 75; VOSS 1953: 125, Abb. 4 (Habitus); ŽERICHIN 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Ceuthorrhynchus

HANDLIRSCH 1906—08: 831; HELM 1896: 228; — 1899: 37; LARSSON 1978: 75.

Choerorrhinus

BACHOFEN-ECHT 1949: 114; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 75, 157.
Unsichere Bestimmung: VOSS 1953: 139.

Cleonus
(*Cleonis*)

HOPE 1836: 141.

Cryptorrhynchus

BACHOFEN-ECHT 1949: 114; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 75, 157; VOSS 1953: 120; ZIMMERMAN 1971: 105, Abb. 2 (Pronotum) [M].
Unsichere Bestimmung: ZIMMERMAN 1971: 105 [M].

C. (s. l.) *hurdi* ZIMMERMAN 1971
ZIMMERMAN 1971: 104, Abb. 1, 3, 4 (Pronotum, Femur). — [M].

Curculio
(*Balaninus, Balanobius*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 114; BLOCH 1776: 189 [Ko] -o-; BRONGNIART 1827: 233 („Charansons“); DEFRANCE 1822: 524 („Charançon“); HANDLIRSCH 1906—08: 817, 1125 [Ba, Ko]; HIURA & MIYATAKE 1974: 391 [Ko]; HOLL 1829: 138; HOPE 1836: 141; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 75; MEUNIER 1905: 206 [Ko] [Siehe Literaturnachtrag]; MORIMOTO 1974: 413 [Ko]; SCHWEIGGER 1819: 103; SCUDDER 1891: 504 [Ba, Ko]; SERRES 1829: 239, 241 („Charansons“).
Larven: HANDLIRSCH 1906—08: 817; LARSSON 1978: 158; MENGE 1856: 23; SCUDDER 1891: 504.

Dorytomus

BACHOFEN-ECHT 1949: 114; HANDLIRSCH 1906—08: 820; KEFERSTEIN 1834: 330; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 75; SCUDDER 1885: 788; — 1891: 514.

Dryophthorus

BACHOFEN-ECHT 1949: 114; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 75, 157; VOSS 1953: 120.

Electrotribus HUSTACHE 1942

HUSTACHE 1942: 108. — Typusart: *E. theryi* HUSTACHE 1942.

E. theryi HUSTACHE 1942
HUSTACHE 1942: 108, 1 Abb. (Habitus), 109; ŽERICHIN 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Erirhinoides MOTSCHULSKY 1856*)

MOTSCHULSKY 1856: 27; SCUDDER 1885: 788; — 1886: 67; VOSS 1953: 138. — Typusart: *E. cariniger* MOTSCHULSKY 1856.

E. cariniger MOTSCHULSKY 1856
HANDLIRSCH 1906—08: 820; LARSSON 1978: 75; MOTSCHULSKY 1856: 27; — 1868: 103; SCUDDER 1891: 520; VOSS 1953: 138.

*) *Thryogenosoma* VOSS 1953 nom. nov. pro *Erirhinoides* MOTSCHULSKY — siehe Gattung *Thryogenosoma.*

Erirrhinus

BACHOFEN-ECHT 1949: 114; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 75.

Hylobius

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 140; HANDLIRSCH 1906—08: 818; LARSSON 1978: 75; SCUDDER 1886: 67; — 1891: 541.

Hypera

GIEBEL 1856 b: 181.

Involvulus

VOSS 1972: 167, 168.

I. (Anchinvolvulus) VOSS 1972

VOSS 1972: 170. — Typusart: *I. (Anchinvolvulus) liquidus* VOSS 1972.

I. (Anchinvolvulus) liquidus Voss 1972
Larsson 1978: 75; Voss 1972: 170, Abb. 2 (Habitus).

Isalcidodes Voss 1953

Voss 1953: 134. — Typusart: *I. macellus* Voss 1953.

I. macellus Voss 1953
Larsson 1978: 75; Voss 1953: 134, Abb. 9 b, 10 b (Fühler, Bein); — 1972: 167, 178, Abb. 9 (Habitus); Žerichin 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Lixus

Bachofen-Echt 1949: 114; Katinas 1971: 34; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75; Voss 1953: 120.

Magdalis

Bachofen-Echt 1949: 114; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 157; Voss 1953: 120.

Mecinus

Handlirsch 1906—08: 821; Helm 1896: 228; — 1899: 37; Larsson 1978: 75.

„*Meristos*"

Handlirsch 1925: 244 [Ko].

Mesites

Bachofen-Echt 1949: 114; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 157.

Nanophyes

Bachofen-Echt 1949: 114; Hiura & Miyatake 1974: 391 [Ko]; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 76; Morimoto 1974: 414, Abb. 1 (Kopf, Beine) [Ko]; Voss 1953: 120.

Necrodryophthorus Voss 1953

Voss 1953: 135. — Typusart: *N. inquilinus* Voss 1953.

N. inquilinus Voss 1953
Larsson 1978: 75; Voss 1953: 137, Abb. 11 (Habitus); Žerichin 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Notaris

Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75.

Omias

Unsichere Bestimmung: Voss 1953: 139.

Otiorrhynchus

Larsson 1978: 76; Voss 1972: 167, 168.

O. pellucidipes Voss 1972
Larsson 1978: 75; Voss 1972: 173, Abb. 4 (Habitus).

Paleopissodes Ulke 1947

Ulke 1947: 1. — Typusart: *P. weigangae* Ulke 1947.

P. weigangae Ulke 1947
Ulke 1947: 2, Abb. 1—4 u. 7—10 (Habitus); Žerichin 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Paonaupactus Voss 1953

Voss 1953: 127. — Typusart: *P. sitonitoides* Voss 1953.

P. sitonitoides Voss 1953
Larsson 1978: 75; Voss 1953: 128, Abb. 6 (Habitus); Žerichin 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Phyllobius

Bachofen-Echt 1949: 113; Burmeister 1832: 635; Giebel 1856 a: 140; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 806; Helm 1896: 228; — 1899: 37; Keferstein 1834: 330; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75; Scudder 1885: 789; — 1886: 68; — 1891: 566; Voss 1972: 167, 168.

P. cephalotes Voss 1972
Larsson 1978: 75; Voss 1972: 175, Abb. 6 (Habitus).

P. sobrinus Voss 1972
Larsson 1978: 75; Voss 1972: 174, Abb. 5 + 12 (Habitus).

Phytonomus

Bachofen-Echt 1949: 114; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 140; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 811; Larsson 1978: 75, 76; Scudder 1885: 789; — 1886: 67; — 1891: 566.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239; Voss 1953: 120.

Piazurus
(*Piazorus*)

Hope 1836: 141 [Ko].

Pissodes

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 144; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 819; Larsson 1978: 75; Scudder 1885: 789; — 1886: 67; — 1891: 567; Ulke 1947: 4; Voss 1972: 167, 168.

P. henningseni Voss 1972
Larsson 1978: 75, 157; Voss 1972: 180, Abb. 10+14 (Habitus).

Polydrosus

Burmeister 1832: 635; Giebel 1856 a: 140; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 804; Keferstein 1834: 330; Larsson 1978: 75; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 789; — 1886: 68; — 1891: 569.

P. (Palaeodrosus) Žerichin 1971

Žerichin 1971 b: 206. — Typusart: *P. (Palaeodrosus) archetypus* Žerichin 1971.

P. (Palaeodrosus) archetypus Žerichin 1971 [1971 b]
Žerichin 1968: 156; — 1971 a: 323; — 1971 b: 199, *206*, Abb. 4 (Kopf).

P. (Pareustolus) Voss 1953

Voss 1953: 129. — Typusart: *P. (Pareustolus) scheelei* Voss 1953.

P. (Pareustolus) scheelei Voss 1953
Voss 1953: 129, Abb. 8 (Kopf mit Halsschild und Vorderbeine); Žerichin 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Prionopus Dalman 1825

Dalman 1825: 393. — Typusart: *P. acanthomerus* Dalman 1825.

P. acanthomerus Dalman 1825
Dalman 1825: 393, Taf. V, Fig. 18 (Habitus); Handlirsch 1906—08: 1126; Hope 1836: 141*); Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].
*) Hope gibt „baltischer Bernstein“ an — vermutlich Verwechslung.

Protonaupactus Žerichin 1971

Žerichin 1971 b: 199, *205*. — Typusart: *P. microphthalmus* Žerichin 1971.

P. microphthalmus Žerichin 1971 [1971 b]
Žerichin 1968: 156; — 1971 a: 323; — 1971 b: 199, *205*, Abb. 3 a—b (Kopf mit Halsschild, Fühler), Taf. X, Fig. 2 (Habitus).

Pseudostyphlus

Bachofen-Echt 1949: 114; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 76.

Ptochus

Motschulsky 1856: 28.

Rhinoncus

Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 76; Voss 1953: 120.

Rhynchites

Bachofen-Echt 1949: 114; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 136; Handlirsch 1906—08: 823; Helm 1886: 277; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75; Scudder 1885: 790; — 1886: 69; — 1891: 576; Voss 1953: 120.

Rhyncolus

Bachofen-Echt 1949: 114; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 157.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239; Voss 1953: 120.

Sitona
(*Sitones*)

Bachofen-Echt 1949: 114; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 141; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 803; Helm 1896: 228; — 1899: 37; Katinas 1971: 34; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 76; Scudder 1891: 581.

Stereocoryne

Unsichere Bestimmung: Voss 1953: 139.

Succinacalles Žerichin 1971

Žerichin 1971 b: 199, *207*. — Typusart: *S. uniqus* Žerichin 1971.

S. uniqus Žerichin 1971 [1971 b]
Žerichin 1968: 156; — 1971 a: 323; — 1971 b: 199, *207*, Abb. 5 a—b (Kopf, Vorderkörper, Vorderbeine), Taf. X, Fig. 3 a—b (Habitus).

Synommatus

S. (Synommatodes) Voss 1953

Voss 1953: 137. — Typusart: *S. (Synommatodes) patruelis* Voss 1953.

S. (Synommatodes) patruelis Voss 1953
Larsson 1978: 75; Voss 1953: 138, Abb. 12 (Habitus); Žerichin 1971 a: 323; — 1971 b: 199.
Unsichere Bestimmung: Voss 1953: 139.

Thryogenosoma Voss 1953 (nom. nov.)

Voss 1953: 138. — Typusart: *Erirhinoides cariniger* Motschulsky 1856.

T. cariniger (Motschulsky 1856)
Voss 1953: 138; Žerichin 1971 a: 323; — 1971 b: 199.

Thylacites

Burmeister 1832: 635; Giebel 1856 a: 140; Handlirsch 1906—08: 804; Keferstein 1834: 330; Larsson 1978: 75; Scudder 1885: 789; — 1886: 68; — 1891: 589.

Trachyphloeus

Bachofen-Echt 1949: 113; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 75, 76.

Zygops

Z. durhami Zimmerman 1971
Zimmerman 1971: 103, Abb. 5 (Femur). — [M].

Fam. Cyphonidae

Siehe: Helodidae.

Fam. Dascillidae

Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1906—08: 743; — 1925: 236; Helm 1886: 271; — 1896: 228; Klebs 1889: 53+; — 1910: 239; Larsson 1978: 84; Scudder 1891: 455; Williamson 1932: 144.

Unterfamilien

Eubriinae (auch: Eubriidae)
Larsson 1965: 141.

Gattungen

Atopa

Siehe: *Dascillus.*

Dascillus
(*Atopa*)

Giebel 1856 b: 181; Hope 1836: 143; Larsson 1978: 84.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239.

Pseudodactylus

Larsson 1978: 84.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239.

Fam. Dasytidae

Siehe: Melyridae — Dasytinae.

Fam. Dermestidae

Abdullah 1975: 392; Bachofen-Echt 1949: 108; Brues 1933: 395; Cockerell 1917 b: 40 [Bu]; — 1920: 211 [Bu]; Crowson et al. 1967: 527; Handlirsch 1906—08: 761; — 1925: 235; Helm 1886: 271; — 1896: 227; Hope 1836: 143; Klebs 1889: 52+; — 1910: 239; Larsson 1965: 141; — 1978: 160; Menge 1856: 21; Williamson 1932: 143.

Gattungen

Anthrenus

Berendt 1845: 46, *56*; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 48; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 761; Larsson 1978: 160; Scudder 1885: 799; — 1886: 79; — 1891: 467.
Larve: Larsson 1978: 160.

Attagenus

Bachofen-Echt 1949: 108; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 160.

Cryptorhopalum

C. electron Beal 1972
Beal 1972: 317, Abb. 1 a—b (Habitus, Teil des Fühlers). — [M].

Dermestes

Bachofen-Echt 1949: 108; Berendt 1830: 30; — 1845: 46, *56*; Burn 1918: 103 [Bu]; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 48; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 761; Hope 1836: 142; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 160; Scudder 1885: 799; — 1886: 79; — 1891: 508.

D. larvalis Cockerell 1917 (Larve)
Cockerell 1917 b: 43, Abb. 4 A—D (Beine, Mandibel, Körperborste). — [Bu].

D. micrographus
Bloch 1776: 187 [Ko] -o-; Kéler 1928: 218, 223, *228* [Ko].

*D. typographus**)
Bloch 1776: 175, Taf. 4, Fig. 14 [Ko]; Handlirsch 1906—08: 1126 [Ko]; Kéler 1928: 218, 223, *226*; — 1929: Taf. I, Fig. 2 (Habitus nach Bloch 1776) [Ko]; Scudder 1891: 508 [Ko].

*) *D. typographus* L. ist Synonym von *Ips typographus* L.; siehe auch: *Ips typographus* (Ipidae).

Globicornis

Bachofen-Echt 1949: 108; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 160.

Orphinus

Unsichere Bestimmung: Larsson 1978: 160.

Trinodes

Larsson 1978: 160.

Fam. Diaperidae

Siehe: Tenebrionidae — Diaperinae.

Dryopidae
(Parnidae)

Andrée 1951: 34; Williamson 1932: 143.

Gattungen

Palaeoriohelmis Bollow 1940

Bollow 1940: 117. — Typusart: *P. samlandica* Bollow 1940.

P. samlandica Bollow 1940
Bollow 1940: 118, Taf. I, Fig. 1—7 (Habitus, Fühler, Flügeldecke, Bein); Weidner 1952: 70, 71.

Fam. Dytiscidae

Ander 1942: 26, 43; Andrée 1951: 34, 57; Bachofen-Echt 1949: 102, *106*; Galewski & Glazek 1973: 446; Guignot 1931—33: 871; Handlirsch 1906—08: 719; Helm 1886: 271; — 1896: 224; Katinas 1971: 33; Klebs 1889: 52+; Larsson 1978: 120; Řiha 1979: 268; Statz 1939/40: 76; Williamson 1932: 143.
Larven: Beier 1955: 51; Koch & Berendt 1854: 117, Taf. XVII, Fig. 154, 154 A—G (Habitus, Kopf, Schwanzborsten, Fuß)*); Menge 1854: 118; Statz 1939/40: 76; Weidner 1952: 70.

*) Als „*Glessaria rostrata*“ (Thysanura) beschrieben. — Siehe auch Gattung *Hyphydrus*.

Unterfamilien

Dytiscinae
Handlirsch 1925: 227.

Tribus

Vatellini

Larve: BERTRAND 1972: 45.

Gattungen

Agabus

Unsichere Bestimmung: GUIGNOT 1931—33: 868, 871; HANDLIRSCH 1906—08: 718; LARSSON 1978: 120; MENGE 1856: 23; SCUDDER 1885: 803; — 1886: 83; — 1891: 460; STATZ 1939/40: 76.

Hydaticus

MOTSCHULSKY 1856: 28.

Hyphydrus

Larve*) (Unsichere Bestimmung): BERENDT 1845: *56*, 60; BERTRAND 1972: 45; GUIGNOT 1931—33: 868, 871; HANDLIRSCH 1906—08: 717; KOCH & BERENDT 1854: 117, Taf. XVII, Fig. 154, 154 A—G (Habitus, Kopf, Schwanzborsten, Fuß); LARSSON 1978: 120, Abb. 36 (Habitus nach KOCH & BERENDT 1854); STATZ 1939/40: 75; WEIDNER 1958: 58, Abb. 4 D—F (Kopf, Hinterleibsende nach KOCH & BERENDT, aber etwas verändert).

*) Hierbei handelt es sich um „*Glessaria rostrata*", von KOCH & BERENDT 1854 als Thysanura beschrieben.

Laccophilus

Unsichere Bestimmung: HELM 1886: 276.

Rhantus

Larve (Unsichere Bestimmung): LARSSON 1978: 120; WEIDNER 1958: 53, Abb. 2 A—B, Taf. 14, Fig. 1 (Habitus).

Fam. Elateridae

ANDER 1942: 25, 35, 36; ANDRÉE 1929 a: XVII; — 1929 b: 150; — 1951: 56; Anonymus 1887: 271; BACHOFEN-ECHT 1928 a: Taf. Fig. 4; — 1928 b: 45, 48, Taf. V, Fig. 3 (Habitus); — 1949: 22, 102, 105, *109*, Abb. 18 (Habitus — Spuren der Kreiselbewegung des Käfers im Harz); BERENDT 1845: 47, 48, 55, *56*; BÖTTGER 1867: 64; BRUCHHAUSEN & KRAUSE 1934: 184; BRUES 1933: 395; COCKERELL 1917 b: 40 [Bu]; — 1917 c: 14 [Bu]; — 1917 d: 323 [Bu]; — 1920: 211 [Bu]; HANDLIRSCH 1906—08: 748; — 1925: 236 [Ba, Ko]; HELM 1886: 271, 276; — 1896: 227, 228; HURD et al. 1962: 110 [M]; KATINAS 1971: 33; KELNER-PILLAULT 1970: 11; KLEBS 1889: 53+; — 1910: 239; LARSSON 1962: 324; — 1965: 141; — 1978: 152; MENGE 1856: 22; MOTSCHULSKY 1856: 28; MÜLLER 1957: 244; SCHLEE & GLÖCKNER 1978: 27 [Do]; SCUDDER 1885: 798; — 1886: 77; — 1891: 456; WEIDNER 1952: 68; WEITSCHAT et al. 1978: 34, Abb. 27 (Habitus); WILLIAMSON 1932: 144.

Larven: BACHOFEN-ECHT 1949: Abb. 103 (Habitus); LARSSON 1978: 153.

Gattungen

Adelocera

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 153.

Adrastus

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 153.

Aeolus

KLEBS 1910: 239.

Agriotes

Bachofen-Echt 1949: 109; Handlirsch 1906—08: 747; Helm 1896: 227; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 153.

A. succiniferus Becker 1963
Becker 1963: 127, Abb. 3—5 (Coxalregion, Tarsus, Fühler), Taf. 17, Fig. 2 (Habitus). — [M].

Ampedus

Handlirsch 1906—08: 743; Larsson 1978: 153.

Anchastus

Larsson 1978: 153.

Athous

Bachofen-Echt 1949: 109; Handlirsch 1906—08: 746; Helm 1896: 227; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 153.

A. (Athousiomorphus) Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 92. — Typusart: *A. (Athousiomorphus) olgae* Jablokov-Chnzorjan 1961.

A. (Athousiomorphus) olgae Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 92, Abb. 8 a, b, v, g, d (Habitus, Penis, Prosternalfortsatz, Tarsus); Larsson 1978: 153.

Betarmon

Klebs 1910: 239.

Cardiophorus

Bachofen-Echt 1949: 109; Handlirsch 1906—08: 746; Helm 1896: 227; Horn 1884: 181 [Ko]; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 153; Scudder 1885: 798; — 1886: 77; — 1891: 486; Smith 1868: 184, Taf., Fig. 6 (Habitus).

C. inclusus Quedenfeldt 1885
Handlirsch 1906—08: 1115; Meunier 1905: 209 [Siehe Literaturnachtrag]; Quedenfeldt 1885: 363. — [Ko].

C. yatsenkokhmelevskyi Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 94, Abb. 10 a, b, v (Habitus, Thorax); Larsson 1978: 153.

Colaulon

Larsson 1978: 153.

*Corymbites**)

Bachofen-Echt 1949: 109; Klebs 1910: 239.
*) Siehe auch *Ctenicerus.*

Crioraphes Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 93. — Typusart: *C. rohdendorfi* Jablokov-Chnzorjan 1961.

C. rohdendorfi Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 94, Abb. 9 a, b, v (Habitus); Larsson 1978: 153.

*Cryptohypnus**)

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 99; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 745; Helm 1896: 227; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 153; Scudder 1885: 798; — 1886: 77; — 1891: 503.
*) Laut Coleopterorum Catalogus ist *Cryptohypnus* eine Untergattung von *Hypnoidus*; da alle obigen Autoren *C.* als Gattung anführen, wurde dies übernommen.

*Ctenicerus**)

Handlirsch 1925: 236 [Ko]; Hope 1837: 53 [Ko].

C. eximius Hope 1837
Hope 1837: 53, Taf. VII, Fig. 4, 4 a (Habitus, Tarsus); Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].
*) Falls es sich um *Ctenicerus* Steph. handelt, ist *Ctenicerus*, laut Coleopterorum Catalogus, eine Untergattung von *Corymbites*.

Denticollis

Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 153.

Diaraphes Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 89. — Typusart: *D. kozhantshikovi* Jablokov-Chnzorjan 1961.

D. kozhantshikovi Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 89, Abb. 5 a—b (Habitus); Larsson 1978: 153.

Dipropus

Larsson 1978: 153.

Drasterius

Klebs 1910: 239.

Elater

Bachofen-Echt 1928 b: Taf. IV, Fig. 2 (Habitus); — 1949: 109; Berendt 1845: 44; Brongniart 1827: 233; Burmeister 1832: 635; Fischer 1939: 97; Giebel 1856 a: 94; — 1856 b: 181; Gravenhorst 1834: 92; Guérin-Méneville 1828: 580 („taupin“); Handlirsch 1906—08: 744; Holl 1829: 138; Hope 1836: 140, 143 [Ba, Ko]; Jentzsch 1892: 56, Abb. 34 (Habitus); Keferstein 1834: 329; Klebs 1889: 71 (Kat.-Nr. 1186); — 1910: 239; Larsson 1978: 153; Schweigger 1819: 103; Scudder 1885: 797; — 1886: 77; — 1891: 516, 517; Serres 1828: 100 („taupins“); — 1829: 239 („taupins“), 240.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 153.

E. burmitinus Cockerell 1917
Cockerell 1917 d: 325, Abb. 3 (Teil des Thorax). — [Bu].

E. maculatus Gistl 1831
Gistl 1831: 247; Handlirsch 1906—08: 1115. — [Ko].

E. naumanni Giebel 1856 [1956 a]
Giebel 1856 a: 91; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 744; Larsson 1978: 153; Scudder 1891: 518.

E. testaceus Bloch 1776
Bloch 1776: 183, Taf. 5, Fig. 24 -o-; Handlirsch 1906—08: 1116; Scudder 1891: 518. — [Ko].

E. wallesii Hope 1837
Hope 1837: 53, Taf. VII, Fig. 5, 5 a (Habitus, Fühler); Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

E. aff. *aeneus*
Giebel 1856 a: 94; Keferstein 1834: 329; Serres 1828: 100; — 1829: 240.

E. aff. *castaneus*
Giebel 1856 a: 94; Keferstein 1834: 329; Serres 1829: 240.

E. aff. *cylindricus*
Burmeister 1832: 635; Giebel 1856 a: 94; Keferstein 1834: 329.

E. aff. *pilosus*
Giebel 1856 a: 94; Serres 1829: 241.

E. (Ectamenogonus)

Bachofen-Echt 1928 b: Taf. IV, Fig. 1 (Habitus).

E. (Octamenogonoides) Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 88. — Typusart: *E. (Octamenogonoides) gebleri* Jablokov-Chnzorjan 1961.

E. (Octamenogonoides) gebleri Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 88, Abb. 4 a, b, v (Habitus, Tarsus).

Elatron Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 90. — Typusart: *E. semenovi* Jablokov-Chnzorjan 1961.

E. semenovi Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 90, Abb. 6 a, b, v (Habitus, Kopf); Larsson 1978: 153.

Glyphonyx

Becker 1963: 128 [M]; Larsson 1978: 153.

G. punctatus Becker 1963
Becker 1963: 127, Taf. 17, Fig. 3 (Habitus). — [M].

Holopleurus Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 86. — Typusart: *H. succineus* Jablokov-Chnzorjan 1961.

H. succineus Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 86, Abb. 2 a—b (Habitus, Beinansatz); Larsson 1978: 153.

*Hypnoidus**)

Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 153.
*) Siehe auch: *Cryptohypnus.*

Idolus

Klebs 1910: 239.

Limonius

Bachofen-Echt 1928 b: 42, Abb. 9 (Käfer beim Versuch, sich durch Schnellen zu befreien); Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 96; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 746; Helm 1896: 227; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 153; Scudder 1885: 798; — 1886: 77; — 1891: 547.

L. (Paralimonius) Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 91. — Typusart: *L. (Paralimonius) barovskyi* Jablokov-Chnzorjan 1961.

L. (Paralimonius) barovskyi Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 91, Abb. 7 a—b (Habitus); Larsson 1978: 153, Abb. 56 (Habitus nach Jablokov-Chnzorjan 1961 b).

Ludius

Bachofen-Echt 1949: 109; Klebs 1910: 239.

Mecynocanthus Hope 1837

Handlirsch 1925: 236; Hope 1837: 53. — Typusart: *M. unicolor* Hope 1837.

M. unicolor Hope 1837
Hope 1837: 53, Taf. VII, Fig. 3, 3 a—b (Habitus, Tarsus, Scutellum); Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

Megapenthes

Bachofen-Echt 1928 b: Taf. V, Fig. 5 (Farbfoto — zeigt Erhaltung der Farbe); Klebs 1910: 239.

Melanoxanthus

Ander 1942: 26; Andrée 1933 a: 201; Schmalfuss & Barthmeyer 1931: 368.

Mionelater Becker 1963

Becker 1963: 125. — Tyusart: *M. planatus* Becker 1963.

M. planatus Becker 1963
Becker 1963: 126, Abb. 1—2 (Kopf, Prothorax, Teil der Elytra, Fühler), Taf. 17, Fig. 1 (Habitus). — [M].

Neotrichophorus
(*Trichophorus*)

Klebs 1910: 239.

Orthoraphes Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 86. — Typusart: *O. reichardti* Jablokov-Chnzorjan 1961.

O. reichardti Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 87, Abb. 3 a, b, v, g, d (Habitus, Krallen, Kopf, Episternum des Metathorax und angrenzende Teile); Larsson 1978: 153.

Pheletes

Klebs 1910: 239.

Plagioraphes Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 84. — Typusart: *P. fasciatus* Jablokov-Chnzorjan 1961.

P. fasciatus Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 85, Abb. 1 a, b, v (Habitus, Kralle); Larsson 1978: 153.

Porthmidius

Klebs 1910: 239.

Procraerus

Bachofen-Echt 1928 b: 42, Abb. 10 (Befreiungsversuch des Tieres).

Sericus

Klebs 1910: 239.

Silesis

Larsson 1978: 153.

„*Sternopes*“

Keferstein 1834: 329.

Synaptus

Bachofen-Echt 1949: 109; Klebs 1910: 239.

Tetraraphes Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 95; Žerichin 1980: 60 [Siehe Literaturnachtrag]. — Typusart: *T. ebersini* Jablokov-Chnzorjan 1961.

T. ebersini Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 b: 96, Abb. 11 a—b (Habitus); Larsson 1978: 153.

Trichophorus

Siehe: *Neotrichophorus.*

Fam. Electrapatidae Jablokov-Chnzorjan 1962*)

Cobos 1963: 350; Jablokov-Chnzorjan 1962: 87.
*) Siehe auch: *Electrapatini* Cobos 1963 (Fam. Buprestidae).

Gattungen

Electrapate Jablokov-Chnzorjan 1962

Cobos 1963: 352; Jablokov-Chnzorjan 1962: 87. — Typusart: *E. martynovi* Jablokov-Chnzorjan 1962.

E. martynovi Jablokov-Chnzorjan 1962

Jablokov-Chnzorjan 1962: 88, Abb. 4 a, b, v, g (Habitus, Tarsus, Maxillarpalpus); Larsson 1978: 156.

Fam. Endomychidae

Bachofen-Echt 1949: 104, *111*; Crowson 1975: 71 [C]; Helm 1886: 271; Klebs 1889: 53+; — 1910: 239; Larsson 1965: 141; — 1978: 161; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 262; Schlee & Glöckner: 27 [Do]; Williamson 1932: 144.

Unterfamilien

Mycetaeinae (auch: Mycetaeidae)

Klebs 1910: 240.

Gattungen

Eumorphus

Handlirsch 1925: 235 [Ko]; Hope 1836: 140 [Ko].

E. castaneus Hope 1837*)

Gerstaecker 1858: 86; Hope 1837: 55, Taf. VII, Fig. 9, 9 a—c (Habitus, Fühler, Mundöffnung, Tarsus); Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]; Strohecker 1953: 120. — [Ko].
*) Siehe auch: *Trycherus castaneus* (Hope 1837).

Hylaia

Bachofen-Echt 1949: 111; Handlirsch 1925: 235.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 161.

Liesthes
(*Leiestes*)

Bachofen-Echt 1949: 111; Handlirsch 1925: 234; Klebs 1910: 239, 240; Larsson 1978: 161.

Lycoperdina
(*Lycoperdium*)

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 124; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 773; — 1925: 235; Scudder 1885: 800; — 1886: 80; — 1891: 549; Strohecker 1953: 120.
Unsichere Bestimmung: Menge 1856: 21.

Mycetaea

Bachofen-Echt 1949: 111; Handlirsch 1925: 234.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239, 240; Larsson 1978: 161.

Mycetina

Bachofen-Echt 1949: 111; Handlirsch 1906—08: 774; — 1925: 235; Helm 1896: 229; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 161; Strohecker 1953: 120.

Phymaphoroides MOTSCHULSKY 1856

BACHOFEN-ECHT 1949: 111; HANDLIRSCH 1925: 234; MOTSCHULSKY 1856: 27; SCUDDER 1886: 80. — Typusart: *P. antennatus* MOTSCHULSKY 1856.

P. antennatus MOTSCHULSKY 1856

HANDLIRSCH 1906—08: 774; LARSSON 1978: 161; MOTSCHULSKY 1856: 27, Taf., Fig. 7 (Habitus, Fühler); — 1868: 104; SCUDDER 1885: 800, Abb. 1054 (Habitus nach MOTSCHULSKY 1856); — 1891: 566; STROHECKER 1953: 120.

Symbiotes

BACHOFEN-ECHT 1949: 111.
Unsichere Bestimmung: HANDLIRSCH 1925: 234; KLEBS 1910: 239; LARSSON 1978: 161.

Trochoideus WESTWOOD 1833

WASMANN 1926 a: 25; WESTWOOD 1833: 673; — 1838: 95; — 1842: 45. — Typusart: *Pausus cruciatus**) DALMAN 1825.
*) Siehe Fam. Paussidae.

T. cruciatus (DALMAN 1825)

GERSTAECKER 1858: 388; STROHECKER 1953: 120; WASMANN 1927 b: 198; — 1929 a: 8; — 1929 b: 1499; WESTWOOD 1833: 675, Taf. XXXIII, Fig. 58—59 (Habitus, Kopf, Thorax mit Vorderbeine nach DALMAN 1825); — 1838: 96; — 1842: 45. — [Ko].

Trycherus

T. castaneus (HOPE 1837)*)

GERSTAECKER 1858: 86; STROHECKER 1953: 120. — [Ko].
*) Siehe auch: *Eumorphus castaneus* HOPE 1837.

Fam. Erotylidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; HELM 1886: 271; LARSSON 1965: 141; LAURENTIAUX 1953: 477; MÜLLER 1963: 213.

Unterfamilien

Atomariinae
Siehe: Cryptophagidae.

Cryptophaginae
Siehe: Cryptophagidae.

Erotylinae
BACHOFEN-ECHT 1949: 111; HANDLIRSCH 1925: 233 [Ba, Ko].

Gattungen

Cryptophilus

BACHOFEN-ECHT 1949: 111; KLEBS 1910: 238.

Dacne
(*Engis*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 111; HANDLIRSCH 1906—08: 772; HELM 1896: 229; KLEBS 1910: 239; KUHNT 1909: 6, 98.

Diplocoelus

BACHOFEN-ECHT 1949: 111.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 239.

Engis

Siehe: *Dacne.*

Erotylus

Handlirsch 1925: 233 [Ko]; Hope 1836: 140 [Ko].

Tritoma

Handlirsch 1906—08: 772; Helm 1896: 229; Kuhnt 1909: 6, 80.

Fam. Eubriidae

Siehe: Dascillidae — Eubriinae.

Fam. Eucnemidae

(Melasidae)

Ander 1942: 25, 36; Andrée 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: *109*, 115; Brues 1933: 395; Handlirsch 1906—08: 749; Helm 1886: 271; — 1896: 227; Klebs 1889: 53+; — 1910: 239; Larsson 1978: 154; Rüffle & Helms 1970: 243, Abb. 1 (Habitus); Williamson 1932: 144.

Unterfamilien

Eucneminae (auch: Eucnemitae)
Handlirsch 1925: 237 [Ba, Ko]; Cobos 1963: 346.

Gattungen

Dirhagus

Bachofen-Echt 1949: 109; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 154.

Dromaeolus

Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 154.

Eucnemis

Bachofen-Echt 1949: 109; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 98; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 748; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 154; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 798; — 1886: 77; — 1891: 521.
Unsichere Bestimmung: Hope 1836: 140 [Ko].

Hypocoelus

Bachofen-Echt 1949: 109; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 154.

Microrhagus

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 99; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 749; Scudder 1885: 798; — 1886: 77; — 1891: 553.

Nematodes

Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 154.

Phlegon

Bachofen-Echt 1928 b: Taf. V, Fig. 4 (Habitus — Weißfärbung durch Luftblasen).

Xylobius

Bachofen-Echt 1949: 109; Klebs 1910: 239; Larsson 1978: 154.

Fam. Euglenidae

Siehe: Aderidae.

Fam. Georyssidae

Williamson 1932: 143.

Fam. Gyrinidae

Ander 1942: 26, 43; Andrée 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: 106; Handlirsch 1925: 227; Helm 1886: 271; Katinas 1971: 33; Klebs 1889: 52+; Larsson 1978: 120; Řiha 1979: 269; Williamson 1932: 143.

Gattungen

Gyrinoides Motschulsky 1856

Guignot 1931—33: 876; Motschulsky 1856: 26; Scudder 1885: 803; — 1886: 83. — Typusart: *G. limbatus* Motschulsky 1856.

G. limbatus Motschulsky 1856

Guignot 1931—33: 873, 874; Handlirsch 1906—08: 720; Hatch 1927 a: 92, 93, 95; Larsson 1978: 120; Motschulsky 1856: 26; — 1868: 103; Scudder 1891: 527; Statz 1939/40: 83.

Gyrinus

Bachofen-Echt 1949: 106; Berendt 1845: 47, *56;* Giebel 1852: 655; — 1856 a: 56; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 720; Hatch 1927 a: 95, 96; Helm 1886: 276; — 1896: 224; Hope 1836: 137, 139; Larsson 1978: 120; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 803; — 1886: 83; — 1891: 527; Statz 1939/40: 83.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 240.

Orectochilus

Ander 1942: 41; Bachofen-Echt 1949: 106; Handlirsch 1913: 402; Hatch 1927 a: 96; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 120.

Fam. Halticidae

Siehe: Chrysomelidae — Halticinae.

Fam. Helodidae

(Cyphonidae)

Ander 1942: 25, 35, 36, 43; Andrée 1929 b: 150 [Ko]; — 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: 104, 105, *108*; Brues 1933: 395; Handlirsch 1906—08: 743; Helm 1896: 228; Hurd et al. 1962: 110 [M]; Katinas 1971: 33; Kelner-Pillault 1970: 11; Klebs 1889: 53+; — 1910: 240; Larsson 1962: 324; — 1965: 141; — 1978: 83; Statz 1939/40: 76; Williamson 1932: 144; Žerichin 1980: 59 [R] [Siehe Literaturnachtrag]; Žerichin & Sukačeva 1973: 19 [R].

Unterfamilien

Cyphoninae
Handlirsch 1925: 236.

Cyphoninae Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 110.

Helodinae Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 108.

Tribus

Cyphonini Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 113.

Helodopsini Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 110.

Microcarini Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 108.

Gattungen

Brachelodes Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 108. — Typusart: *B. motschulskyi* Jablokov-Chnzorjan 1961.

B. motschulskyi Jablokov-Chnzorjan 1961
Crowson et al. 1967: 526; Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 109, Abb. 1 a, b, v, g, d, e (Habitus, Tarsus, Maxillarpalpus, Kopf, Labialpalpus); Larsson 1978: 84.

Cyphon

Ander 1942: 26; Bachofen-Echt 1928 b: Taf. 5, Fig. 1 (Habitus — durch den Druck des Harzes ist der Darm herausgetreten); — 1949: 108; Berendt 1845: 49, 54, *56*; Fischer 1939: 97; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 100; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 743; Hope 1836: 143; Katinas 1971: 33; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 83, 84; Menge 1856: 21; Motschulsky 1856: 28; Rüffle & Helms 1970: 243, Abb. 1 (Habitus); Scudder 1885: 798; — 1886: 78; — 1891: 507.

C. krynickyi Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 115, Abb. 6 a—b (Habitus).

C. pallasi Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 114, Abb. 5 a—b (Habitus).

C. shevyrevi Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 116, Abb. 7 a, b, v (Habitus, Rand des Pronotum).

Cyphonogenius Jablokov-Chnzorjan 1961

Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 111. — Typusart: *C. zakhvatkini* Jablokov-Chnzorjan 1961.

C. zakhvatkini Jablokov-Chnzorjan 1961
Jablokov-Chnzorjan 1961 c: 112, Abb. 3 a, b, v (Habitus, Labialpalpus); Larsson 1978: 84.

Helodes

Bachofen-Echt 1949: 108; Klausnitzer 1976: 53, 58, Abb. 21—27 (Antennenbasis, Halsschild, Legeröhre); Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 83, 84.

H. egregia Klausnitzer 1976
Klausnitzer 1976: 54, Abb. 1—4 (Antenne, Halsschild, 7. Sternit, Genitalapparat).

H. minax Klausnitzer 1976
Klausnitzer 1976: 57, Abb. 17—20 (Antenne, Halsschild, 7. Sternit, Genitalapparat).

H. modesta Klausnitzer 1976
Klausnitzer 1976: 55, Abb. 5—8 (Antennenbasis, Halsschild, 7. Sternit, 8. Tergit).

H. setosa Klausnitzer 1976
Klausnitzer 1976: 56, Abb. 13—16 (Antennenbasis, Halsschild, 7. Sternit, 8. Tergit).

H. transversa KLAUSNITZER 1976
KLAUSNITZER 1976: 56, Abb. 9—12 (Antennenbasis, 7. Sternit, Halsschild, 8. Tergit).

Helodopsis JABLOKOV-CHNZORJAN 1961

JABLOKOV-CHNZORJAN 1961 c: 110. — Typusart: *H. solskyi* JABLOKOV-CHNZORJAN 1961.

H. solskyi JABLOKOV-CHNZORJAN 1961
JABLOKOV-CHNZORJAN 1961 c: 111, Abb. 2 a—b (Habitus); LARSSON 1978: 84.

Hydrocyphon

BACHOFEN-ECHT 1949: 108; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 83.

Microcara

BACHOFEN-ECHT 1928 b: Taf. IV, Fig. 1, Taf. V, Fig. 6 (Habitus — Erhaltung der Farbe); — 1949: 108; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 83, 84.

M. baylei FAUCONNET 1887
FAUCONNET 1887: 143.

M. dokhturovi JABLOKOV-CHNZORJAN 1960
JABLOKOV-CHNZORJAN 1960: 97, Abb. 5 a, b, v (Habitus, Maxillarpalpus); LARSSON 1978: 83, Abb. 19 (Habitus, Maxillarpalpus nach JABLOKOV-CHNZORJAN 1960).

M. kusnezovi JABLOKOV-CHNZORJAN 1960
JABLOKOV-CHNZORJAN 1960: 96, Abb. 4 a—b (Habitus).

M. znojkoi JABLOKOV-CHNZORJAN 1960
JABLOKOV-CHNZORJAN 1960: 100, Abb. 7 a, b, v (Habitus, Kopf).

M. zubkovi JABLOKOV-CHNZORJAN 1960
JABLOKOV-CHNZORJAN 1960: 99, Abb. 6 a, b, v, g (Habitus, Kopf mit Halsschild, Labialpalpus).

Plagiocyphon JABLOKOV-CHNZORJAN 1961

JABLOKOV-CHNZORJAN 1961 c: 113. — Typusart: *P. plavilschikovi* JABLOKOV-CHNZORJAN 1961.

P. plavilschikovi JABLOKOV-CHNZORJAN 1961
JABLOKOV-CHNZORJAN 1961 c: 113, Abb. 4 a—b (Habitus); LARSSON 1978: 84.

Prionocyphon

LARSSON 1978: 83.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 240.

Scirtes
(*Scyrtes*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 108; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 100; HANDLIRSCH 1906—08: 743; HOPE 1836: 142; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 83; SCUDDER 1885: 798; — 1886: 78; — 1891: 579.

S. aff. *hemisphaericus*
PROTESCU 1937: 102, Abb. 18—19 (Habitus, Maxillarpalpen, Bein, Fühler), Taf. I, Fig. 3 (Habitus) [Rm].

Fam. Helopidae

Siehe: Tenebrionidae — Helopinae.

Fam. Helotidae

BACHOFEN-ECHT 1928 a: Taf., Fig. 5 (Habitus) [Ko]*).

*) Unklar, ob der genannte Autor Helotidae oder Helodidae meint — siehe hierzu ANDRÉE 1929 b: 150.

Fam. Heteroceridae

WILLIAMSON 1932: 143.
Larve: LARSSON 1978: 84.

Fam. Histeridae

ABDULLAH 1975: 388; BACHOFEN-ECHT 1949: 107; COCKERELL 1908: 162; HANDLIRSCH 1906—08: 738; — 1925: 231; HELM 1886: 271; — 1896: 226; HURD et al. 1962: 110 [M]; KLEBS 1889: 52+; LARSSON 1978: 161; MENGE 1856: 21; WILLIAMSON 1932: 143.

Gattungen

Abraeus

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 161.

Acritus

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 161.

Bacanius

Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 240.

Carcinops

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 240.

Hister

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 41; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 737; HELM 1886: 277; LARSSON 1978: 161; MENGE 1856: 21; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 799; — 1886: 79; — 1891: 532.

Platysoma

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 161.

Fam. Hydrophilidae

ANDRÉE 1951: 57; BACHOFEN-ECHT 1949: 107; BRUCHHAUSEN & KRAUSE 1934: 185; HIURA & MIYATAKE 1974: 391 [Ko]; KATINAS 1971: 33; LARSSON 1978: 161; WILLIAMSON 1932: 143.

Unterfamilien

Sphaeridiinae
HANDLIRSCH 1925: 231 [Ba, Ko].

Gattungen

Cercyon

LARSSON 1978: 161.
Unsichere Bestimmung: BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 240.

Hydrophilus

MOTSCHULSKY 1856: 28.

Sphaeridium

S. melanarium GISTL 1831
GISTL 1831: 247; HANDLIRSCH 1906—08: 1118. — [Ko].

Fam. Hylophilidae

Siehe: Aderidae.

Fam. Ipidae*)

(Scolytidae, Bostrichidae, Tomicidae)

Abdullah 1964: 332; Ander 1942: 25, 36; Andrée 1929 a: XVIII; — 1951: 32, 57; Bachofen-Echt 1928 a: 300; — 1928 b: 46; — 1949: 102, *114*; Brues 1933: 391, 395; Cockerell 1917 b: 40 [Bu]; — 1920: 211 [Bu]; Crowson 1960: 132; — 1975: 77; Hagedorn 1906: 115; — 1907 a: 259 [Ba, Ko]; — 1907 b: 109 [Ba, Ko]; Handlirsch 1906—08: 1126 [Ko]; Kéler 1928: 216+ [Ba, Si, Ko]; — 1929: 30, 31 [Ba, Ko]; Kelner-Pillault 1970: 11; Klebs 1910: 234, 241; Kleine 1912: 212 [Ko]; Larsson 1962: 324; — 1965: 141; — 1978: 157; Schedl 1947: 12; Schlee & Glöckner 1978: Taf. 4 (Bernsteinstück mit 6 Borkenkäfer) [Do]; Weidner 1952: 65; Weitschat et al. 1978: 34.
Unsichere Bestimmung: Durham 1956: 51 [In].
*) Siehe auch: Bostrychidae bzw. *Bostrichus.*

Unterfamilien

Hylesininae
Crowson 1965: 133; Hagedorn 1910: 15.

Ipinae
Bachofen-Echt 1949: 114; Crowson 1965: 133.

Scolytinae
Abdullah 1975: 398; Crowson 1975: 77, 79; Handlirsch 1925: 245 [Ba, Ko].

Gattungen

*Charphoborites**) Schedl 1947

Andrée 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: 114; Larsson 1978: 158; Schedl 1947: 32. — Keine Typusart designiert.
*) Vom Autor teilweise *Charphoborites* und teilweise *Carphoborites* geschrieben.

C. keilbachi Schedl 1947
Schedl 1947: 16, *32.*

C. posticus Schedl 1947
Schedl 1947: 16, *33.*

Cryphalites Cockerell 1917

Cockerell 1917 a: 368; Žerichin 1980: 62 [Siehe Literaturnachtrag]. — Typusart: *C. rugosissimus* Cockerell 1917.

C. rugosissimus Cockerell 1917*)
Cockerell 1917 a: 368, Abb. 8 (Beine). — [Bu].
*) Bei Cockerell fälschlicherweise „*rugosissmus*".

Cryphalus

Hagedorn 1910: 14 [Ko]; Kéler 1928: 225 [Ko]; Klebs 1910: 241; Schedl 1947: 15, 16.

C. (Stephanoderes)

C. (Stephanoderes) emmi Hagedorn 1913
Hagedorn 1910: Taf. 3, Fig. 31 g (Fühler) (in litt.); — 1913: 254; Kéler 1928: 225; — 1929: 32, 34. — [Ko].

Dryocoetes

Protescu 1937: 106*)
*) Angeblich in Wyoming-Bernstein gefunden; vermutlich falsches Zitat, denn bei Handlirsch 1906—08: 836, sowie Scudder 1891: 514 lautet die Angabe: „Green River, Wyoming; Oligocän" — aber nicht Bernstein.

D. aff. *autographus*
Protescu 1937: 104, Abb. 20—23 (Prothorax, Elytren, Beine, Fühler), Taf. I, Fig. 4 (Habitus) [Rm].

Eurydactylus Hagedorn 1909 nom. nov.

Hagedorn 1909: 733 (nom. nov. pro *Platydactylus* Eichhoff).

*E. sexspinosus**)
Kleine 1912: 212 [Ko].
*) Siehe auch: *Platydactylus sexspinosus* sowie *Xyleborus (Eurydactylus) sexspinosus.*

*Hylastes**)

Andrée 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: 114; Hagedorn 1906: 116; — 1910: 14; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 158; Protescu 1937: 105; Schedl 1947: 15, 16, *21*; — 1967: 86.
*) Siehe auch: *Tomicus* und *Hylastites.*

H. aterites Schedl 1947
Schedl 1947: 16, *21.*

*Hylastites**) Hagedorn 1906

Hagedorn 1906: 117, 118; Handlirsch 1906—08: 1355; Kéler 1928: 224; — 1929: 24, 34; Schedl 1947: 21. — Typusart: *H. schellwieni* Hagedorn 1906.
*) Gattungsstatus unsicher. Laut Coleopterorum Catalogus ist *Hylastites* ein Synonym von *Hylastes.*

H. schellwieni Hagedorn 1906*)
Hagedorn 1906: 117, Abb. 1—2 (Fühler, Tarsus); — 1907 a: 260; — 1907 b: 110; — 1910: 46; Handlirsch 1906—08: 1355; Kéler 1928: 224; — 1929: 24, 34, Taf. III, Fig. 4 a—b (Fühler, Tarsus nach Hagedorn 1906); Kleine 1912: 163; Schedl 1947: 15, 21, *24.*
*) Siehe auch: *Hylurgops schellwieni* (Hagedorn 1906).

Hylescierites Schedl 1947

Andrée 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: 114; Larsson 1978: 158; Schedl 1947: 16, 18, *29,* Abb. 2—4, 6 (Mandibel, Meso- und Metanotum, Phragma, Kauplatte). — Typusart: *H. granulatus* Schedl 1947.

H. granulatus Schedl 1947
Schedl 1947: 16, *30,* Abb. 12 (Habitus).

Hylesinus

Anonymus 1887: 271; Bachofen-Echt 1949: 114; Berendt 1845: 46, 49, *56*; Conwentz 1890: 127; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 148; — 1856 b: 181; Hagedorn 1910: 14; Handlirsch 1906—08: 835; Helm 1896: 228; Hope 1836: 141; Keferstein 1834: 327; Kéler 1928: 219, 220, 221, 223; — 1929: 5, 7, 23, 34; Klebs 1910: 241; Menge 1856: 22, 23; Protescu 1937: 106; Schedl 1947: 13, 14, 15, 16, *20*; — 1972: 64; Scudder 1885: 788; — 1886: 66; — 1891: 540; Serres 1829: 241.
Larven: Scudder 1885: 788; — 1886: 66.

*H. (Hylesinites)**) Germar 1813

Germar 1813: 15; Scudder 1886: 66. — Typusart: *H. (Hylesinites) electrinus* Germar 1813.
*) Laut Coleopterorum Catalogus ist *Hylesinites* eine Untergattung von *Hylesinus.*

H. (Hylesinites) electrinus Germar 1813*)
Germar 1813: 15; Giebel 1856 a: 148; Hagedorn 1907 a: 259; — 1910: 48; Handlirsch 1906—08: 835; Hope 1836: 141; Kéler 1928: 218, 222, *228*; — 1929:

34; KLEINE 1912: 163; SCHEDL 1947: 13, 14, 20, *23*; SCHLECHTENDAL 1888: 486; SCUDDER 1891: 540.
*) Siehe auch: *Hylurgops electrinus* (GERMAR 1813).

Hylurgops

ANDRÉE 1951: 57; BACHOFEN-ECHT 1949: 114; LARSSON 1978: 158; SCHEDL 1947: 18, 23, Abb. 5, 7 (Spermatheca, Penis); — 1967: 86; — 1970: 69.

H. corpulentus SCHEDL 1947
SCHEDL 1947: 16, 23, *27*, Abb. 10—11 (Habitus, Elytra, Fühler).

H. dubius (HAGEDORN 1906)*)
SCHEDL 1947: 16, 22, 23, *24*, Abb. 8 a—b (Habitus, Elytra).
*) Siehe auch: *Myelophilites dubius* HAGEDORN 1906.

H. electrinus (GERMAR 1813)*)
SCHEDL 1947: 23.
*) Siehe auch: *H. (Hylesinites) electrinus* GERMAR 1813.

H. pilosellus SCHEDL 1947
SCHEDL 1947: 16, 23, *26*, Abb. 9 (Habitus); — 1967: 86; — 1970: 69.

H. schellwieni (HAGEDORN 1906)*)
SCHEDL 1947: 24.
*) Siehe auch: *Hylastites schellwieni* HAGEDORN 1906.

H. tuberculatus SCHEDL 1947
SCHEDL 1947: 16, 23, *28*.

Hylurgus

HOPE 1836: 141; KLEBS 1910: 241; SCHEDL 1947: 15, 16.

Ips DE GEER

*I. typographus**) (Syn.: *Dermestes typographus*)
BLOCH 1776: 175, Taf. 4, Fig. 14 [Ko] -o-; HANDLIRSCH 1906—08: 1126 [Ko]; KÉLER 1928/29: 218, 223, *226*, 227, Taf. I, Fig. 2 (Habitus nach BLOCH 1776) [Ko]; KLEINE 1912: 212 [Ko]; MEUNIER 1905: 206 [Ko] [Siehe Literaturnachtrag]; SCUDDER 1891: 508 [Ko].
*) Siehe auch: Gattung *Xyleborites*.

*Myelophilites**) HAGEDORN 1906

HAGEDORN 1906: 118. — Typusart: *M. dubius* HAGEDORN 1906.
*) Gattungsstatus unsicher. Laut Coleopterorum Catalogus ist *Myelophilites* ein Synonym von *Myelophilus*.

M. dubius HAGEDORN 1906*)
HAGEDORN 1906: 118, Abb. 3—4 (Kopf, Vorderhüften, Tarsus); — 1907 a: 260; — 1907 b: 110; — 1910: 56; HANDLIRSCH 1906—09: 1355; KÉLER 1928: 224; — 1929: *25*, 34, Taf. III, Fig. 5 a—b (Kopf, Vorderhüften, Tarsus nach HAGEDORN 1906); KLEINE 1912: 163; SCHEDL 1947: 15, *22*.
*) Siehe auch: *Hylurgops dubius* (HAGEDORN 1906).

*Myelophilus**)

HAGEDORN 1910: 14; KLEBS 1910: 241; KLEINE 1912: 211; PROTESCU 1937: 105; SCHEDL 1947: 15, 16.
*) Siehe auch Gattung *Tomicus*.

Phloeophthorus

BACHOFEN-ECHT 1949: 114.

*Phloeosinites**) HAGEDORN 1906

ANDRÉE 1951: 57; BACHOFEN-ECHT 1949: 114; HAGEDORN 1906: 119; HANDLIRSCH

1906—08: 1355; Kéler 1928: 224; — 1929: *26*, 34; Larsson 1978: 158; Schedl 1947: 33; — 1967: 86; — 1970: 69. — Keine Typusart designiert.

*) Gattungsstatus unsicher. Laut Coleopterorum Catalogus ist *Phloeosinites* ein Synonym von *Phloeosinus*.

P. assimilis Schedl 1947
Schedl 1947: 17, 34, *37*.

P. brunni Hagedorn 1906
Hagedorn 1906: 119, Abb. 7—8 (Fühler, Flügeldeckenabsturz); — 1907 a: 260; — 1907 b: 110; — 1910: 65; Handlirsch 1906—08: 1355; Kéler 1928: 224; — 1929: *27*, 34, Taf. II, Fig. 4 a—b (Fühler, Flügeldeckenabsturz nach Hagedorn 1906); Kleine 1912: 163; Schedl 1947: 15, 17, 35, *38*, Abb. 14 (Habitus).

P. regimontanus Hagedorn 1906
Hagedorn 1906: 119, Abb. 9 (Fühler); — 1907 a: 260; — 1907 b: 110; — 1910: 65; Handlirsch 1906—08: 1355; Kéler 1928: 224; — 1929: *27*, 34, Taf. III, Fig. 6 (Fühler nach Hagedorn 1906); Kleine 1912: 163; Schedl 1947: 15, 17, 35, *39* Abb. 15 (Habitus).

P. rehi Hagedorn 1906
Hagedorn 1906: 118, Abb. 5—6 (Flügeldeckenabsturz, Fühler); — 1907 a: 260; — 1907 b: 110; — 1910: 65; Handlirsch 1906—08: 1355; Kéler 1928: 224; — 1929: *26*, 34, Taf. III, Fig. 5 a—b (Flügeldeckenabsturz, Fühler nach Hagedorn 1906); Kleine 1912: 163; Schedl 1947: 15, 33, *35*.

P. robustus Schedl 1947
Schedl 1947: 17, 34, *36*.

P. sexspinosus Schedl 1947
Schedl 1947: 17, 34, *35*; — 1967: 86; — 1970: 69.

P. tuberculifer Schedl 1947
Schedl 1947: 17, 34, *37*.

P. wolffi Schedl 1947
Schedl 1947: 17, 35, *40*, Abb. 16 (Habitus, Flügeldeckenstruktur).

Phloeosinus

Hagedorn 1906: 116; — 1910: 14; Protescu 1937: 105; Schedl 1947: 16.

*Platydactylus**)

P. sexspinosus
Hagedorn 1907 a: 261 [Ko]; — 1907 b: 111 [Ko]; — 1908: 377 [Ko]; Handlirsch 1906—08: 1360 [Ko].

*) Siehe auch: *Eurydactylus*, nom. nov. pro *Platydactylus*, sowie *Xyleborus (Eurydactylus) sexspinosus.*

Polygraphus

Klebs 1910: 241; Schedl 1947: 15, 16.

Premnobius

Hagedorn 1910: 14, 15 [Ko].

P. cavipennis
Hagedorn 1907 a: 261 [Ko]; — 1907 b: 110 [Ko]; — 1908: 377 [Ko]; — 1910: 99 [Ko]; Handlirsch 1906—08: 1360 [Ko]; Kéler 1928: 224 [Ko]; — 1929: *28*, 35 [Ko]; Kleine 1912: 212 [Ko].

P. cavipennis var. *nodulosus*
Kéler 1928: 225*) [Ko]; — 1929: 29, 35 [Ko].

*) Die hier gemachte Angabe von Kéler ist unrichtig; die Beschreibung von Hagedorn bezieht sich nicht auf den Kopaleinschluß.

P. cavipennis var. *spinosus*
HAGEDORN 1909: 733 [Ko]; — 1910: 99 [Ko]; KÉLER 1928: 225 [Ko]; — 1929: 29, 35 [Ko].

Taphramites SCHEDL 1947

ANDRÉE 1951: 57; BACHOFEN-ECHT 1949: 114; LARSSON 1978: 158; SCHEDL 1947: 17, *41*. — Typusart: *T. gnathotrichus* SCHEDL 1947.

T. gnathotrichus SCHEDL 1947
SCHEDL 1947: 17, *42*; — 1967: 86; — 1970: 68.

*T. immaturus**)
SCHEDL 1970: 69.
*) Vermutlich Verwechslung mit *Taphrorychus immaturus* SCHEDL 1947.

Taphrorychus

ANDRÉE 1951: 57; LARSSON 1978: 158, 159; SCHEDL 1947: 43.

T. immaturus SCHEDL 1947
SCHEDL 1947: 17, *43*, Abb. 17 (Habitus); — 1970: 69*).
*) Vermutlich wurde *Taphramites* mit *Taphrorychus* verwechselt.

*Tomicus**)

FOORD 1890: 95, Taf., Fig. 4, 4 a—c (Habitus, Kopf); WILLIAMSON 1932: 202.
*) Laut Coleopterorum Catalogus ist *Tomicus* BED. ein Synonym von *Hylastes* ER., *Tomicus* LATR. ein Synonym von *Myelophilus* EICHH. und *Ips* DE GEER. Da unklar ist, welcher *Tomicus* gemeint ist, wurde der Gattungsname belassen.

Trypodendron

PROTESCU 1937: 106*); SCHEDL 1947: 17.
*) Angeblich in Wyoming-Bernstein gefunden; vermutlich falsche Angabe; denn bei HANDLIRSCH 1906—08: 760, sowie SCUDDER 1891: 593 lautet die Angabe: „Green River, Wyoming; Oligocän" — aber nicht Bernstein.

*Xyleborites**) KÉLER 1928/29

KÉLER 1928: 227; — 1929: 34, Taf. I, Fig. 2 (Habitus nach BLOCH 1776). — Typusart: *Ips typographus* L. BLOCH 1776. — [Ko].
*) Gattungsstatus unsicher. Siehe auch: *Ips typographus*.

Xyleborus

X. affinis
HAGEDORN 1907 a: 261 [Ko]; — 1907 b: 111 [Ko]; — 1913: 255 [Ko]; HANDLIRSCH 1906—08: 1361 [Ko]; KÉLER 1928: 224 [Ko]; — 1929: 29, 35 [Ko]; KLEINE 1912: 212 [Ko].

X. alluaudi
HAGEDORN 1907 a: 261 [Ko]; — 1907 b: 111 [Ko]; — 1913: 256 [Ko]; HANDLIRSCH 1906—08: 1360 [Ko]; KÉLER 1928: 224 [Ko]; — 1929: 29, 35 [Ko]; KLEINE 1912: 212 [Ko]; SCHEDL 1939: 468 [Ko].

X. amanicus
SCHEDL 1939: 468 [Ko].

X. armatus
HAGEDORN 1913: 256 [Ko]; KÉLER 1929: 33, 35 [Ko].

X. confusus
HAGEDORN 1907 a: 261 [Ko]; 1907 b: 111 [Ko]; — 1913: 256 [Ko]; HANDLIRSCH 1906—08: 1361 [Ko]; KÉLER 1928: 224 [Ko]; — 1929: 29, 35 [Ko]; KLEINE 1912: 212 [Ko]; SCHEDL 1939: 468 [Ko].

X. excavatus HAGEDORN 1907 [1907 b]
HAGEDORN 1907 a: 261; — 1907 b: 111, Abb. 1—4 (Flügeldeckenabsturz, Bein, Fühler); — 1913: 256; HANDLIRSCH 1906—08: 1361; KÉLER 1928: 224; — 1929: 30, 35, Taf. II, Fig. 2 a—d (Flügeldeckenabsturz, Bein, Fühler nach HAGEDORN 1907 b); KLEINE 1912: 212. — [Ko].

X. ferrugineus
SCHEDL 1939: 468 [Ko].

X. mascarensis
SCHEDL 1970: 70*) [Ko]; — 1972: 65 [Ko].
*) 1970 setzt SCHEDL ein Fragezeichen vor den Artnamen.

X. perforans
HAGEDORN 1907 a: 261 [Ko]; — 1907 b: 111 [Ko]; — 1913: 257 [Ko]; HANDLIRSCH 1906—08: 1361 [Ko]; KÉLER 1928: 224 [Ko]; — 1929: 30, 35 [Ko]; KLEINE 1912: 212 [Ko].

X. pseudocrucifer SCHEDL 1939
SCHEDL 1939: 470. — [Ko].

X. resinosus SCHEDL 1939
SCHEDL 1939: 469. — [Ko].

X. spiculatus
HAGEDORN 1907 a: 261 [Ko]; — 1907 b: 111 [Ko]; — 1913: 257 [Ko]; HANDLIRSCH 1906—08: 1361 [Ko]; KÉLER 1928: 224 [Ko]; — 1929: 29, 35 [Ko].

X. testaceus
SCHEDL 1939: 468 [Ko].

X. xanthopus
SCHEDL 1939: 468 [Ko].

X. (Eurydactylus)

*X. (Eurydactylus) sexspinosus**)
KÉLER 1928: 224 [Ko]; 1929: 29, 35 [Ko].
*) Siehe auch: *Eurydactylus sexspinosus*, sowie *Platydactylus sexspinosus.*

*Xylechinites**) HAGEDORN 1906

ANDRÉE 1951: 57; BACHOFEN-ECHT 1949: 114; HAGEDORN 1906: 120; SCHEDL 1947: 16, 30. — Typusart: *X. anceps* HAGEDORN 1906.
*) Gattungsstatus unsicher. Laut Coleopterorum Catalogus Synonym von *Xylechinus.*

X. anceps HAGEDORN 1906
HAGEDORN 1906: 120, Abb. 10—12 (Kopf, Vorderhüften, Beine); — 1907 a: 260; — 1907 b: 110; — 1910: 64; HANDLIRSCH 1906—08: 1356; KÉLER 1928: 224; — 1929: 28, 34, Taf. II, Fig. 3 a—c (Kopf, Vorderhüften, Beine nach HAGEDORN 1906); KLEINE 1912: 163; SCHEDL 1947: 15, 16, *31*, Abb. 13 (Habitus, Flügeldeckendetail).

Xylechinus

HAGEDORN 1906: 116; — 1910: 14; PROTESCU 1937: 105.

Fam. Lagriidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 112; LARSSON 1965: 141; — 1978: 111; LAURENTIAUX 1953: 477; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 265; WILLIAMSON 1932: 144.

Unterfamilien

Statirinae
Larve: LARSSON 1978: 111.

Gattungen

Lagria

BACHOFEN-ECHT 1949: 112; HANDLIRSCH 1925: 238.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1964: 331; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 111.

Megalocera HOPE 1842

HANDLIRSCH 1925: 238; HOPE 1842: Textseite (ohne Seitenzahl). — Typusart: *M. rubricollis* HOPE 1842.

M. rubricollis HOPE 1842
HOPE 1842: Textseite (ohne Seitenzahl), Taf. 88 (Habitus, Tarsen, Palpen, Augen). — [Ko].

Sora

S. zanzibarensis ABDULLAH 1964
ABDULLAH 1964: 343, Taf. II/6 (Habitus). — [Ko].

Statira

BACHOFEN-ECHT 1949: 112; HANDLIRSCH 1925: 238; SCUDDER 1885: 791; — 1886: 70.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1964: 331; BORCHMANN 1936: 6; HANDLIRSCH 1906—08: 781; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 111; SCUDDER 1891: 585; SEIDLITZ 1898: 314; SMITH 1868: 184, Taf., Fig. 7 (Habitus).

Fam. Lampyridae

BACHOFEN-ECHT 1949: 102, Abb. 91 (Habitus); BRUES 1933: 395, 396; CROWSON 1972: 64; HANDLIRSCH 1906—08: 741; HELM 1896: 228; HOPE 1836: 139, 140 [Ba, Ko]; KLEBS 1889: 53+; LARSSON 1978: 140; LAURENTIAUX 1953: 477; MENGE 1856: 21; SCUDDER 1891: 456; WILLIAMSON 1932: 144.
Unsichere Bestimmung: HANDLIRSCH 1906—08: 741; ZANG 1905 b: 240.
Lampyrinae*): BACHOFEN-ECHT 1949: 108; HANDLIRSCH 1925: 232 [Ba, Ko].
*) Von den beiden genannten Autoren als Unterfamilie der Cantharidae angeführt und nicht als Unterfamilie der Lampyridae.

Gattungen

Lampyris

GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 103; — 1856 b: 181; HOPE 1836: 139, 140 [Ba, Ko]; SCUDDER 1885: 796; — 1886: 76.
Unsichere Bestimmung: BERENDT 1845: 56; HANDLIRSCH 1906—08: 739; LARSSON 1978: 140; SCUDDER 1891: 544.

Luciola

BACHOFEN-ECHT 1949: 108; JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67; — 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag]; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 140.

Fam. Lathridiidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 111; BRUES 1933: 395; HANDLIRSCH 1906—08: 773; HELM 1886: 271; — 1896: 227; KLEBS 1889: 52+; — 1910: 240; LARSSON 1965: 141; — 1978: 160; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 262; WILLIAMSON 1932: 143; ŽERICHIN & SUKAČEVA 1973: 19 [R].

Unterfamilien

Lathridiinae
HANDLIRSCH 1925: 234 [Ba, Ko].

Gattungen

Corticaria

Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 160; Motschulsky 1856: 28.

Enicmus

Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 160.

Holoparamecus

Bachofen-Echt 1949: 111; Handlirsch 1925: 234; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 160.

Lathridius

Bachofen-Echt 1949: 111; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 125; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 772; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 160; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 798; — 1886: 78; — 1891: 544.

Melanophthalma

Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 160.

Revelieria

Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 160.

Succinimontia Žerichin 1977

Žerichin 1977: 140; — 1980: 61 [Siehe Literaturnachtrag]. — Typusart: *S. infleta* Žerichin 1977.

S. infleta Žerichin 1977

Schlüter 1978: 127; Žerichin 1977: 141, Abb. 75 a, b, v (Habitus, Fühler, Teil des Halsschildes), Taf. XII, Fig. 4 a—b (Habitus). — [R].

Fam. Leiodidae

(Anisotomidae, Liodidae)

Bachofen-Echt 1949: 103, Abb. 96 (Habitus); Handlirsch 1906—08: 736; Helm 1896: 227; Williamson 1932: 143; Žerichin 1980: 59 [Siehe Literaturnachtrag].

Liodinae*): Bachofen-Echt 1949: 106; Handlirsch 1925: 228.

*) Von beiden genannten Autoren wurde Liodinae als Unterfamilie der Silphidae angeführt und nicht als Unterfamilie der Leiodidae.

Gattungen

Anisotoma

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 113; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 736; Scudder 1885: 801; — 1886: 82; — 1891: 464.

Leiodes

(*Liodes*)

Klebs 1910: 236.

Fam. Limnichidae

Siehe: Byrrhidae — Gattung: *Limnichus.*

Fam. Lucanidae

Andrée 1951: 58; Bachofen-Echt 1949: *107,* 115; Handlirsch 1906—08: 843; — 1925: 245; Houlbert 1915: 6 [Siehe Literaturnachtrag]; Laurentiaux 1953: 477;

MENGE 1856: 23; SCUDDER 1886: 74; — 1891: 456; WILLIAMSON 1932: 143; ZANG 1905 a: 198, 199; ŽERICHIN 1980: 59 [Siehe Literaturnachtrag].
Larve: LAURENTIAUX 1953: 477.

Unterfamilien

Chiasognathinae
ANDER 1942: 52, 53, 72.

Gattungen

„*Dorcas*"*)

MOTSCHULSKY 1856: 28.
*) Vermutlich Synonym von *Dorcus*.

Dorcasoides MOTSCHULSKY 1856

MOTSCHULSKY 1856: *27*, 30; SCUDDER 1886: 74. — Typusart: *D. bilobus* MOTSCHULSKY 1856.

D. bilobus MOTSCHULSKY 1856
BENESH 1960: 152; HANDLIRSCH 1906—08: 842; HOULBERT 1915: 6 [Siehe Literaturnachtrag]; LARSSON 1978; 152; MOTSCHULSKY 1856: 27, Taf., Fig. 1 (Habitus)*); — 1868: 103; SCUDDER 1885: 795, Abb. 1028 (Habitus nach MOTSCHULSKY 1856); — 1891: 513; ZANG 1905 a: 199.
*) Die Tafelerklärung lautet: „*Dorcasoides nigrescens*" — vermutlich Verwechslung mit *Scydmaenoides nigrescens*.

Paleognathus WAGA 1883

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; LARSSON 1978: 152; WAGA 1883: 191. — Typusart: *P. succini* WAGA 1883.

P. succini WAGA 1883
ANDER 1942: 26; ANDRÉE 1951: 58; Anonymus 1980: 27; BENESH 1960: 153; CROWSON 1975: 75; GROBBELAAR 1928: 343; HANDLIRSCH 1906—08: 1356; — 1908: (206); — 1909: (189); — 1913: 403; — 1925: 245, Abb. 214 (Habitus nach WAGA 1883); JEANNEL 1942: 194; — 1949: 67 — 1979: 57, Taf. XI, Fig. 61 (Habitus) [Siehe Literaturnachtrag]; LAURENTIAUX 1953: 477; MÜLLER 1963: 213, Abb. 290 (Habitus nach WAGA 1883); PAULIAN 1943: 55; SKALSKI 1975: 169; WAGA 1883: 191, Taf. 7/II, Fig. 1—2 (Habitus, Kopf); ZANG 1905 a: 199.

Platycerus
(*Systenocerus*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; BENESH 1960: 152; BERENDT 1845: 47, 53, *56*; GIEBEL 1852: 655; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 842, 1356; HOPE 1836: 141; HOULBERT 1915: 6 [Siehe Literaturnachtrag]; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 152; SCUDDER 1885: 795; — 1886: 74; — 1891: 567.

P. berendtii ZANG 1905
BENESH 1960: 153; HANDLIRSCH 1906—08: 1356; ZANG 1905 a: 199, Taf., Fig. 1—4 (Habitus, Kopf).

Systenocerus

Siehe: *Platycerus*.

Fam. Lycidae

CROWSON 1972: 64; LARSSON 1978: 140; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 258.
Lycinae*): BACHOFEN-ECHT 1949: 108.
*) Lycinae wurde als Unterfamilie der Cantharidae vom genannten Autor angeführt und nicht als Unterfamilie der Lycidae.

Gattungen

Calopteron

(*Dictyoptera*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 108; HANDLIRSCH 1925: 232 [Ba od. Ko?]; KLEBS 1910: 237, 240; LANSSON 1978: 140.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 237, 240; LARSSON 1978: 140.

Dictyoptera

Siehe: *Calopteron.*

Lycus

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 103; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 739; — 1925: 232 [Ba od. Ko?]; HOPE 1836: 139, 140 [Ba, Ko]; KLEINE 1940: 179; SCUDDER 1885: 796; — 1886: 76; — 1891: 549.

Lygistopterus

BACHOFEN-ECHT 1949: 108; HANDLIRSCH 1925: 232 [Ba od. Ko?].
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 140.

Pseudaplatopterus KLEINE 1940

KLEINE 1940: 179. — Typusart: *P. scheelei* KLEINE 1940.

P. scheelei KLEINE 1940

KLEINE 1940: 179; — 1941: 47, Abb. 1—3 (Fühler, Maxillarpalpen, Prothorax); WEIDNER 1952: 72.

Fam. Lyctidae

Siehe: Bostrychidae — Gattung: *Lyctus.*

Fam. Lymexylonidae

ABDULLAH 1975: 393; ANDRÉE 1951: 57; BACHOFEN-ECHT 1949: *109*, 115; CROWSON et al. 1967: 527; HANDLIRSCH 1925: 238; KLEBS 1889: 53+; — 1910: 240; LARSSON 1978: 152; WEIDNER 1952: 65; WILLIAMSON 1932: 144.

Gattungen

Atractocerus

ANDER 1942: 26; BACHOFEN-ECHT 1949: 109; BURMEISTER 1832: 635; GUÉRIN-MÉNEVILLE 1825: 580; HANDLIRSCH 1906—08: 756; — 1913: 403; — 1925: 238; HELM 1896: 228; KEFERSTEIN 1834: 328, 329; SCUDDER 1885: 795; — 1886: 75; — 1891: 470; SERRES 1828: 100; — 1829: 239, *241*, 242.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 152.

Hylecoetus

HANDLIRSCH 1906—08: 756; HELM 1896: 228.

Lymexylon

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 76; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 757; KLEBS 1889: 73 (Kat.-Nr. 1450), 74 (Kat.-Nr. 1490, 1514/15), 76 (Kat.-Nr. 1707/08), 90 (Kat.-Nr. 8021); — 1890: 270; SCUDDER 1885: 795; — 1886: 75.
Unsichere Bestimmung: BERENDT 1845: 56; HANDLIRSCH 1906—08: 756; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 152; SCUDDER 1891: 549.
Larve: HANDLIRSCH 1906—08: 757; LARSSON 1978: 152; MENGE 1856: 23; SCUDDER 1885: 795; — 1886: 75; — 1891: 550.

Fam. Malachiidae

Bachofen-Echt 1949: 105, *109.*

Gattungen

Anthocomus

Motschulsky 1856: 28.

Apalochrus

Bachofen-Echt 1949: 109; Handlirsch 1925: 232; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 150.

Attalus

Bachofen-Echt 1949: 109; Handlirsch 1925: 232; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 150.

Colotes

Bachofen-Echt 1949: 109; Handlirsch 1925: 232; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 150.

Ebaeus

Bachofen-Echt 1949: 109; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 104; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 741, 1355; — 1925: 232; Klebs 1910: 237; Larsson 1978: 150; Scudder 1885: 796; — 1886: 75; — 1891: 516.

Malachius

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 103; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 741, 1355; — 1925: 232; Helm 1896: 228; Larsson 1978: 150; Menge 1856: 21; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 796; — 1886: 75; — 1891: 550.

Fam. Melandryidae

(Serropalpidae)

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112, Abb. 84 (Habitus); Brues 1933: 395; Handlirsch 1906—08: 781; — 1925: 239; Helm 1886: 271; — 1896: 228; Hurd et al. 1962: 110 [M]; Klebs 1889: 53+; — 1910: 240; Larsson 1965: 141; — 1978: 148; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 265; Williamson 1932: 144; Žerichin 1980: 61 [R] [Siehe Literaturnachtrag].

Gattungen

Abdera

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.

Abderina Seidlitz 1898

Seidlitz 1898: 576. — Typusart: *A. helmii* Seidlitz 1898.

A. helmii Seidlitz 1898
Handlirsch 1906—08: 781; Helm 1899: 37; Larsson 1978: 148; Seidlitz 1898: 577.

Anisoxya

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.

Carida

Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.

Dircaea

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Kleb 1910: 240; Larsson 1978: 148; Motschulsky 1856: 28.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 240.

Eustrophus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.

Hallomenus

Bachofen-Echt 1949: 112; Giebel 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 781; Larsson 1978: 148.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Berendt 1845: 56; Giebel 1856 a: 112; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148; Scudder 1885: 791; — 1886: 70; — 1891: 528: Seidlitz 1898: 371.

Hypulus

Bachofen-Echt 1949: 112.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.

Melandrya

Larsson 1978: 148.

Orchesia

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Handlirsch 1906—08: 781; Helm 1896: 228; Hope 1836: 140; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Berendt 1845: 56; Giebel 1856 a: 112; Larsson 1978: 148; Scudder 1885: 791; — 1886: 70; — 1891: 560; Seidlitz 1898: 371.

Osphya

Larsson 1978: 148.
Larven: Larsson 1978: 148, Abb. 54 A (Abdominalende).

Phloeotrya

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.

Serropalpus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 148.

Fam. Melasidae

Siehe: Eucnemidae.

Fam. Meloidae

Bachofen-Echt 1949: 112; Handlirsch 1906—08: 779; — 1925: 239; Helm 1886: 277; Larsson 1978: 113; Scudder 1886: 69; — 1891: 456; Williamson 1932: 144.
Unsichere Bestimmung: Hammerschmidt 1847: 39.
Larve: Larsson 1978: 113, Abb. 33 (Habitus).

Gattungen

Lytta

Handlirsch 1906—08: 779; Larsson 1978: 113.

Meloe

Holl 1829: 138; Scudder 1885: 790; — 1886: 69.
Larven (unsichere Bestimmung): Handlirsch 1906—08: 778; Menge 1856: 24; Scudder 1885: 790; — 1886: 69; — 1891: 551.

Fam. Melyridae

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; CROWSON et al. 1967: 527; HANDLIRSCH 1906—08: 742; HELM 1896: 228; LARSSON 1965: 141; — 1978: 150; WILLIAMSON 1932: 144; ŽERICHIN 1980: 60 [R] [Siehe Literaturnachtrag].
Larven: LARSSON 1978: 150.

Unterfamilien

Dasytinae (auch: Dasytidae)
BACHOFEN-ECHT 1949: 109; HANDLIRSCH 1925: 232; LARSSON 1965: 141.

Malachiinae
Siehe: Fam. Malachiidae.

Melyrinae
BACHOFEN-ECHT 1949: 109.

Gattungen

Cerallus

BACHOFEN -ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150.

Dasytes

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 104; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 741, 1355; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150; SCUDDER 1885: 796; — 1886: 75; — 1891: 508.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150.

„*Dasytina*"

KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150.

Haplocnemus

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150.

Melyris

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; HANDLIRSCH 1925: 232; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150.

M. (Zygia)

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; HANDLIRSCH 1925: 232; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150.

Microjulistus

BACHOFEN-ECHT 1949: 109; KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150.

Psilothrix

Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 237; LARSSON 1978: 150.

Zygia

Siehe: *Melyris (Zygia).*

Fam. Micromalthidae

Gattungen

Micromalthus

M. debilis
Larven: ROZEN 1971: 75 [M].

Fam. Monommidae

Gattungen

Monomma

Handlirsch 1925: 239 [Ko].

M. resinorum Hope 1842

Hope 1842: Textseite (ohne Seitenzahl), Taf. 87 (Habitus, Fühler, Tarsen, Mundwerkzeuge). — [Ko].

Fam. Mordellidae

Abdullah 1964: 331; Ander 1942: 35, 36; Bachofen-Echt 1949: 112, Abb. 89 (Habitus); Brues 1933: 395, 396; Handlirsch 1906—08: 781; Helm 1886: 271, 277; — 1896: 228; Klebs 1889: 53+; — 1910: 240; Larsson 1965: 141; — 1978: 147; Menge 1856: 21; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 264; Rodendorf & Žerichin 1974: 84, Abb. 1 (Habitus) [R] [Siehe Literaturnachtrag]; Scudder 1885: 790; — 1886: 70; — 1891: 457; Weidner 1952: 69; Williamson 1932: 144; Žerichin 1980: 61 [R] [Siehe Literaturnachtrag].

Unsichere Bestimmung: Crowson 1975: 71 [C].

Unterfamilien

Mordellinae

Handlirsch 1925: 239 [Ba, Si, Ko].

Tribus

Anaspidini (auch: Anaspidae)

Larsson 1965: 141; — 1978: 147.

Gattungen

Anaspis

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Berendt 1845: 54, *56*; Ermisch 1941: 177, *183*; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 113; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 780; Helm 1896: 228; Hope 1836: 141; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 147; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 791 [Ba, Si]; — 1886: 70 [Ba, Si]; — 1891: 462; Weidner 1952: 88.

Larve (unsichere Bestimmung): Crowson 1975: 71 [C].

A. antica Guérin 1838

Ermisch 1941: 177; Guérin-Méneville 1838: 170; Handlirsch 1906—08: 781; Malfatti 1881: 95; Scudder 1891: 462. — [Si].

A. (s. str.) *longispina* Ermisch 1941

Abdullah 1964: 343; Ermisch 1941: 182, Abb. 1 (Bein); Larsson 1978: 147; Weidner 1952: 88.

A. (s. str.) *parallela* Ermisch 1941

Abdullah 1964: 342; Ermisch 1941: 182, Taf. VII, Fig. 5 (Habitus); Larsson 1978: 147.

A. (Silaria)

A. (Silaria) parva Abdullah 1964

Abdullah 1964: 341, Taf. II, Fig. 4—5 (Habitus); — 1975: 396; Larsson 1978: 147.

Glipostena

G. sergeli Ermisch 1943

Ermisch 1943: 65, Abb. 1—3 (Fühler, Beine).

Mordella

ABDULLAH 1964: 331; Anonymus 1887: 271; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; BERENDT 1845: 46, 54, *56*; ERMISCH 1941: 177, *179*; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 113; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 780; HOPE 1836: 140; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 147; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1886: 70; — 1891: 554.
Unsichere Bestimmung: ABDULLAH 1964: 331; KLEBS 1910: 240.

M. inclusa GERMAR 1813
Siehe: *Mordellina inclusa* GERMAR 1813.

M. scheelei ERMISCH 1941
ERMISCH 1941: 178, Taf. VII, Fig. 2 (Habitus); WEIDNER 1952: 72.

Mordellina GERMAR 1813

ERMISCH 1941: 177; GERMAR 1813: 14. — Typusart: *M. inclusa* GERMAR 1813.

M. inclusa GERMAR 1813*)
BURMEISTER 1832: 635; ERMISCH 1941: 177; GERMAR 1813: 14; GIEBEL 1856 a: 112; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 736, 780; HOPE 1836: 140; KEFERSTEIN 1834: 329; LARSSON 1978: 147; SCHLECHTENDAL 1888: 478, 479; SCUDDER 1885: 790; — 1886: 70; — 1891: 554.
*) Siehe auch *Ptomaphagus germari* SCHLECHTENDAL 1888 (Silphidae).

Mordellistena

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 112; KLEBS 1910: 240; LARSSON 1978: 147, Taf. 11, Fig. C (Habitus).

M. amplicollis ERMISCH 1941
ERMISCH 1941: 182.

M. antiqua ERMISCH 1941
ERMISCH 1941: 181, Taf. VII, Fig. 4 (Habitus); WEIDNER 1952: 88.

M. goeckei ERMISCH 1941
ERMISCH 1941: 179, Taf. VII, Fig. 1 (Habitus); WEIDNER 1952: 72.

M. korschefskyi ERMISCH 1941
ERMISCH 1941: 180, Taf. VII, Fig. 6 (Habitus).

M. soror ERMISCH 1941
ERMISCH 1941: 180, Taf. VII, Fig. 3 (Habitus).

Mordellistenoda

HIURA & MIYATAKE 1974: 391 [Ko]; SATO 1974: 441, Abb. 1 (Habitus) [Ko]; — 1975: 115 [Ko] [Siehe Literaturnachtrag].

Silaria

Siehe: *Anaspis (Silaria).*

Fam. Mycetaeidae

Siehe: Endomychidae — Mycetaeinae.

Fam. Mycetophagidae

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; HANDLIRSCH 1925: 234; KATINAS 1971: 34; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1965: 141; — 1978: 145; OUSTALET 1873: 98; WILLIAMSON 1932: 143.
Larve: LARSSON 1978: 146.

Gattungen

Berginus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 240.

Crowsonia

Siehe: *Crowsonium.*

Crowsonium Abdullah 1964

Abdullah 1964: 334; Larsson 1978: 146. — Typusart: *C. succinium* Abdullah 1964.

C. succinium Abdullah 1964

Abdullah 1964: 335, Taf. I, Fig. 5—8 (Habitus); — 1975: 395; Larsson 1978: 145.

Litargus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 145.

Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 241.

Mycetophagus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 145, 146.

Pseudotriphyllus

Larsson 1978: 145.

Triphyllus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 146; Motschulsky 1856: 28.

Typhaea

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 145, 146.

Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 241.

Fam. Mycteridae

Gattungen

Neopolypria Abdullah 1964

Abdullah 1964: 336. — Typusart: *N. nigra* Abdullah 1964.

N. nigra Abdullah 1964

Abdullah 1964: 337, Taf. I, Fig. 9—10 (Habitus); — 1975: 395.

Fam. Nemonychidae

Siehe: Curculionidae — Rhinomacerini.

Fam. Nitidulidae

Bachofen-Echt 1949: 110; Handlirsch 1906—08: 770; — 1925: 233 [Ba, Ko]; Helm 1886: 271; Katinas 1971: 33; Klebs 1889: 52+; — 1910: 241; Larsson 1965: 141; — 1978: 160; Menge 1856: 21; Weidner 1952: 66; Williamson 1932: 143.

Gattungen

Carpophilus

Bachofen-Echt 1949: 110; Klebs 1910: 241.

Cateretes

HOPE 1836: 140 [Ba od. Ko?].

Cryptarcha

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 241.

Cyllodes
(*Strongylus*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; GIEBEL 1852: 655; — 1856 b: 180; HOPE 1836: 140; KLEBS 1910: 241; SCUDDER 1885: 799; — 1886: 79.
Unsichere Bestimmung: BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1856 a: 44; HANDLIRSCH 1906—08: 770; SCUDDER 1891: 586.

Epuraea

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1978: 160.

Glischrochilus
(*Ips* FABR.)*)

GIEBEL 1856 a: 44; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 770; KEFERSTEIN 1834: 327; KÉLER 1928: 218, *231*; SCHEDL 1947: 13; — 1972: 64; SCUDDER 1885: 799; — 1886: 79; — 1891: 542; SERRES 1829: 239, 241.
Unsichere Bestimmung: GUÉRIN-MÉNEVILLE 1825: 580.
*) Alle Angaben in der älteren Literatur beziehen sich auf SERRES 1829, bzw. auf GUÉRIN-MÉNEVILLE 1825. SERRES gibt 1829 an: „*Ips* de FABRICIUS et d'OLIVIER". Es ist also unklar, ob es sich um *Glischrochilus* (*Ips* FABR.) oder um *Rhizophagus* (*Ips* OLIVIER) handelt, oder ob beide Gattungen im Bernstein gefunden wurden. GUÉRIN-MÉNEVILLE 1825 erwähnt lediglich: „*Ips* ?", ohne weitere Angabe. — Siehe auch *Rhizophagus* (Rhizophagidae).

Ips FABR.

Siehe: *Glischrochilus*.

Nitidula

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 43; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 769; HOPE 1836: 140 [Ba?]; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 799; — 1886: 79; — 1891: 556.

Omosiphora

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 241.

Omositoidea SCHAUFUSS 1891

SCHAUFUSS, C. 1891: 55. — Typusart: O. *gigantea* SCHAUFUSS 1891.

O. *gigantea* SCHAUFUSS 1891
HANDLIRSCH 1906—08: 770; HELM 1897: 88; KOLBE 1925: 150; KORSCHEFSKY 1939: 11, Taf. 1, Fig. 1 a—h (Habitus, Teile der Flügeldecke, Teil des Halsschildes mit Scutellum, Bein, Fühler); SCHAUFUSS, C. 1891: 55 [Abbildungen: Siehe KORSCHEFSKY 1939].

Pria

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 241.

Strongylus

Siehe: *Cyllodes*.

Fam. Oedemeridae

BACHOFEN-ECHT 1949: 111; HANDLIRSCH 1906—08: 777; HELM 1886: 271, 277; — 1896: 228; KLEBS 1889: 53+; LARSSON 1965: 141; — 1978: 149; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 262; WILLIAMSON 1932: 144.

Gattungen

Oedemera

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 111; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; Handlirsch 1906—08: 777; — 1925: 238; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 149; Scudder 1885: 790; — 1886: 70; — 1891: 558; Seidlitz 1899: 701.

O. aff. *thalassina*
Motschulsky 1856: 28.

Fam. Opatridae

Siehe: Tenebrionidae — Opatrinae.

Fam. Orthoperidae

Siehe: Corylophidae.

Fam. Ostomidae

(Temnochilidae, Trogositidae)

Bachofen-Echt 1949: 110; Crowson et al. 1967: 527; Handlirsch 1906—08: 769; — 1925: 233; Helm 1896: 227; Klebs 1889: 52+; Larsson 1965: 141; — 1978: 150, Taf. 11 B (Habitus); Williamson 1932: 143; Žerichin 1980: 60 [Siehe Literaturnachtrag].

Larven: Larsson 1978: 150.

Unterfamilien

Peltinae (auch: Peltidae)
Crowson 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Handlirsch 1906—08: 769; Helm 1896: 227; Žerichin 1980: 60 [Siehe Literaturnachtrag].

Gattungen

Calitys

Crowson 1964: 296; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 150.

Grynocharis

Crowson 1964: 296; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 150.

Lophocateres

Crowson 1964: 296; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 150.

Ostoma
(*Peltis*)*)

Bachofen-Echt 1949: 110; Crowson 1964: 296; — 1980: 291 [Siehe Literaturnachtrag]; Klebs 1889: 70 (Kat.-Nr. 1109), 72 (Kat.-Nr. 1276); — 1910: 241; Larsson 1978: 150.

*) *Peltis* Kugelh. und Thoms.; *Peltis* Geoff. ist Synonym von *Silpha* (Silphidae). Klebs 1889 stellt die Gattung zu den Nitidulidae.

*Trogosita**)

Bachofen-Echt 1949: 110; Hope 1836: 141 [Ko].

*) *Trogosita* kann Synonym von *Temnochila* oder *Tenebroides* sein.

Fam. Oxycorynidae

Siehe: Curculionidae — Oxycoryninae.

Fam. Parnidae

Siehe: Dryopidae.

Fam. Passandridae

Siehe: Cucujidae — Passandrinae.

Fam. Paussidae

Abdullah 1964: 331; Ander 1942: 28; Andrée 1929 a: XVIII; — 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: 102, *105*, 178, 191, Abb. 100, 101 (Kopf, Habitus); Beurlen 1929: 150; Brues 1923: 297; Crowson 1965: 133; — 1975: 77; Darlington 1950: 84; Handlirsch 1906—08: 1178; — 1925: 226 [Ba, Ko]; Helm 1886: 271; — 1896: 227; Jeannel 1949: 67; — 1979: 57 [Siehe Literaturnachtrag]; Katinas 1971: 33; Klebs 1889: 52+; — 1910: 241; Kolbe 1925: 149; Larsson 1978: 134; Laurentiaux 1953: 477; Müller 1963: 213; Paulian 1943: 54; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 255; Rüschkamp 1932: 18, 19; Wasmann 1906: 283, 371; — 1920: XL; — 1926 a: 25; — 1927 a: LXII; — 1927 b: 198; — 1929 a: 1; — 1929 b: 1497; — 1929 c: 8; Weidner 1952: 66; Weitschat et al. 1978: 34; Williamson 1932: 143.

Unterfamilien

Paussinae

Crowson 1975: 77.

Subtribus

Eopaussina Darlington 1950

Darlington 1950: 84, 86.

Gattungen

Arthropterillus Wasmann 1926

Darlington 1950: 84; Janssens 1953: 75; Larsson 1978: 134; Wasmann 1926 b: 225, *229*; — 1927 a: LXIII; — 1927 b: 206; — 1929 a: 8, 12, 15, *20*; — 1929 b: 1500; — 1929 c: 8, 9, 12. — Typusart: *Arthropterus helmi* Schaufuss 1896.

A. helmi (Schaufuss 1896)*)

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 229; — 1929 a: 20, *21*, Taf. I, Fig. 1 (Habitus); — 1929 b: 1501.

*) Siehe auch: *Arthropterus helmi* Schaufuss 1896.

A. kolbei Wasmann 1926*)

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 230; — 1929 a: 8, 20, *23*, Taf. I, Fig. 4 (Habitus); — 1929 b: 1501.

*) Siehe auch: *Arthropterus kühlii* Stein 1877.

A. kühli (Stein 1877)*)

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 230; — 1929 a: 20, *22*, Taf. I, Fig. 2 (Habitus); — 1929 b: 1501; — 1929 c: 8.

*) Siehe auch: *Arthropterus kühlii* Stein 1877.

Arthropterites Wasmann 1926

Darlington 1950: 84; Janssens 1953: 76; Larsson 1978: 135; Luna de Carvalho 1961: 3; Wasmann 1926 a: 28; — 1927 a: LXIII; — 1927 b: 208; — 1929 a: 13, *47*; 1929 b: 1500; — 1929 c: 12.

A. klebsi Wasmann 1926

Janssens 1953: 76; Luna de Carvalho 1961: 3, Taf. I, Fig. 1, 1 a—b (Habitus, Fühler und Lippentaster teilweise nach Wasmann 1926 a und 1929 a); Wasmann 1926 a: 28, Abb. 1 (Fühler und Lippentaster); — 1929 a: 10, *47*, Taf. IV, Fig. 31—32 (Habitus); — 1929 b: 1501, 1502; — 1929 c: 8, 10.

Arthropterus

Ander 1942: 26, 51; Andrée 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: 105; Darlington 1950: 84, 85; Handlirsch 1913: 403; Janssens 1953: 75; Jeannel 1942: 193; — 1949: 67; Larsson 1978: 134, 135; Müller 1963: 213; Quiel 1911: 181, 183;

Scudder 1885: 801; — 1886: 81; Wasmann 1906: 375; — 1926 a: 26, 27; — 1926 b: 226; — 1927 a: LXIII; — 1927 b: 206; — 1929 a: 12, 15, *24*; — 1929 b: 1500; — 1929 c: 8, 9, 10, 12, 16.

Unsichere Bestimmung: Quiel 1911: 184; Wasmann 1929 a: 106.

A. (s. str.) *andreei* Wasmann 1929 [1929 a]

Janssens 1953: 75; Wasmann 1929 a: 26, *28*, Taf. I, Fig. 6 (Habitus); — 1929 b: 1501.

A. (s. str.) *antiquus* Wasmann 1926

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 227, *231*; — 1929 a: 10, 27, *34*, Taf. II, Fig. 13 (Habitus); — 1929 c: 8.

A. (s. str.) *aterrimus* Wasmann 1929 [1929 a]

Janssens 1953: 75; Wasmann 1929 a: 28, *35*, Taf. II, Fig. 15—16 (Habitus); — 1929 c: 8.

A. (s. str.) *balticus* Wasmann 1926

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 227, *230*; — 1929 a: 26, *30*, Taf. II, Fig. 17—18 (Habitus); — 1929 b: 1501.

A. (s. str.) *fritschi* Wasmann 1929

Janssens 1953: 75; Wasmann 1929 a: 105.

A. (s. str.) *hagedorni* Wasmann 1926

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 227, *231*; — 1929 a: 27, *32*, Taf. I, Fig. 11—12 (Habitus); — 1929 c: 8.

A. *helmi* Schaufuss 1896*)

Handlirsch 1906—08: 721; Helm 1897: 89; Quiel 1911: 182; Schaufuss, C. 1896: 53; Wasmann 1920: XLI; — 1926 a: 25; — 1926 b: 225, 229; — 1929 a: 5, 8, 20, *21*, 106.

*) Siehe auch: *Arthropterillus helmi* (Schaufuss 1896).

A. *kühlii* Stein 1877*)

Handlirsch 1906—08: 721; Kolbe 1925: 162; Quiel 1911: 181; Scudder 1891: 470; Stein 1877: 29; Wasmann 1920: XLI; — 1926 a: 25; — 1926 b: 225, 230; — 1929 a: 6, 8, 20, *22*, 23, 106.

*) Siehe auch: *Arthropterillus kühli* (Stein 1877), sowie *Arthropterillus kolbei* Wasmann 1926.

A. (s. str.) *schaufussi* Wasmann 1926

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 227, *232*; 1929 a: 28, *37*, Taf. II, Fig. 19 (Habitus).

A. (s. str.) *simoni* Wasmann 1926

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 227, *231*; Wasmann 1929 a: 27, *36*, Taf. II, Fig. 14 (Habitus).

A. (s. str.) *skwarrae* Wasmann 1929

Janssens 1953: 75; Wasmann 1929 a: 26, *29*, Taf. I, Fig. 9—10 (Habitus); — 1929 c: 8.

A. (s. str.) *subtilis* Wasmann 1926

Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 227, *231*; — 1929 a: 27, *31*, Taf. I, Fig. 7—8 (Habitus); — 1929 b: 1504; — 1929 c: 8.

A. *(Acmarthropterus)* Wasmann 1929 [1929 a]

Darlington 1950: 84; Janssens 1953: 75; Wasmann 1927 a: LXIII; — 1929 a: 25; — 1929 b: 1500; — 1929 c: 10. — Typusart: *A. (Acmarthropterus) kuntzeni* Wasmann 1929.

A. *(Acmarthropterus) kuntzeni* Wasmann 1929 [1929 a]

Janssens 1953: 75; Wasmann 1927 a: LXVII; — 1927 b: 202; — 1929 a: 25, *40*, Taf. II, Fig. 22 (Habitus); — 1929 b: 1504; — 1929 c: 10.

A. (Pleuarthropterus) Wasmann 1929 [1929 a]

Darlington 1950: 84; Janssens 1953: 75; Wasmann 1927 a: LXIII; — 1927 b: 207, 208; — 1929 a: 25; — 1929 b: 1500; — 1929 c: 10. — Typusart: *A. (Pleuarthropterus) hermenaui* Wasmann 1926.

A. (Pleuarthropterus) hermenaui Wasmann 1926
Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 b: 227, *232*; — 1927 b: 207; — 1929 a: 25, *38*, Taf. II, Fig. 20—21 (Habitus); — 1929 c: 10.

Cerapterites Wasmann 1926 [1926 a]

Darlington 1950: 84, 85; Janssens 1953: 74; Larsson 1978: 134; Wasmann 1926 a: *27*; — 1926 b: 225; — 1927 a: LXIII, LXV; — 1927 b: 207; — 1929 a: 13, *41*; — 1929 b: 1500; — 1929 c: 12. — Typusart: *C. primaevus* Wasmann 1926.

C. primaevus Wasmann 1926
Janssens 1953: 75; Wasmann 1926 a: 27; — 1929 a: 10, *42*, Taf. III, Fig. 23—26 (Habitus, Kopf mit Brust); — 1929 b: 1504; — 1929 c: 8, 10.

Cerapterus *)

Handlirsch 1913: 403; Klebs 1910: 241; Wasmann 1920: XLII; — 1926 a: 25; — 1929 a: 10.

*) Siehe auch: *Cerapterites primaevus* Wasmann 1926.

Eopaussus Wasmann 1926

Ander 1942: 26; Darlington 1950: 84, 86; Janssens 1953: 76; Larsson 1978: 135; Wasmann 1926 a: 29; — 1927 a: LXIII; — 1927 b: 202; — 1929 a: 15, *50*; — 1929 b: 1500; — 1929 c: 8, Taf. I, Fig. 1 (Mund und Vorderbrust). — Typusart: *E. balticus* Wasmann 1926.

E. balticus Wasmann 1926
Janssens 1953: 76; Larsson 1978: 134; Wasmann 1926 a: 29, Abb. 2—3 (Mund, Fühler, Vorderfuß); — 1927 a: LXVII; — 1927 b: 202, Taf., Fig. 2, 3, 5—7 (Habitus, Mund, Fühler); — 1929 a: 5, *51*, 106, Taf. V, Fig. 35—38, 40—44 (Habitus, Mund, Fühler, Vorderbeine); — 1929 b: 1504, Abb. 2, 3, 5—7 (Habitus, Mund, Fühler).

Megalopaussus

Ander 1942: 26, 51.

Paussoides Motschulsky 1856

Darlington 1950: 84; Janssens 1953: 76; Larsson 1978: 135; Motschulsky 1856: 26; Scudder 1886: 81; Wasmann 1906: 371, 375; — 1926 a: 28; — 1927 a: LXV; — 1929 a: 14, *49*; — 1929 c: 11. — Typusart: *P. mengei* Motschulsky 1856.

P. mengei Motschulsky 1856
Handlirsch 1906—08: 721; Janssens 1953: 76; Motschulsky 1856: 26, Taf., Fig. 6 (Habitus, Bein, Fühler); — 1868: 103; Quiel 1911: 184; Schaufuss, C. 1896: 54; Scudder 1885: 801, Abb. 1060 (Habitus nach Motschulsky 1856); — 1891: 564; Wasmann 1920: XLI, XLII; — 1926 a: 25, 28; — 1927 a: LXIII; 1929 a: 6, 8, 10, *49*, 106, Taf. IV, Fig. 33 (Habitus, Fühler, Bein nach Motschulsky 1856, vergrößert); 1929 b: 1510; 1929 c: 9, 10.

Paussus

Ander 1942: 26; Handlirsch 1906—08: 721; Heer 1859: 310 [Siehe Literaturnachtrag]; Helm 1886: 275; — 1896: 221; Jeannel 1942: 193; — 1949: 67; Menge 1856: 21; Motschulsky 1856: 28; Müller 1963: 213; Quiel 1911: 184; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 564; Wasmann 1906: 375; — 1920: XLI, XLII; — 1926 a: 25, 28; — 1929 a: 9, 106.

Unsichere Bestimmung*): QUIEL 1911: 186; WASMANN 1929 a: 106.
*) Siehe auch: *Eopaussus balticus* WASMANN 1926.

P. cruciatus DALMAN 1825*)

DALMAN 1825: 400, Taf. V, Fig. 9—11 (Habitus, Fühler); HANDLIRSCH 1906—08: 1112; HOPE 1836: 141; MEUNIER 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]; STROHECKER 1953: 119, 120; WASMANN 1920: XLIII; — 1926 a: 25; — 1927 b: 198; — 1929 a: 8, 11; — 1929 b: 1499; WESTWOOD 1833: 673. — [Ko].
*) Siehe auch: *Trochoideus cruciatus* (DALMAN 1825) (Endomychidae).

*Pleuropterus**)

HANDLIRSCH 1913: 403; KLEBS 1910: 241; WASMANN 1920: XLII; — 1926 a: 25; — 1929 a: 10.
*) Siehe auch: *Cerapterites primaevus* WASM. 1926, sowie *Arthropterus antiquus* WASM. 1926.

Protocerapterus WASMANN 1926

DARLINGTON 1950: 84, 85; JANSSENS 1953: 74; LARSSON 1978: 134; WASMANN 1926 a: 27; — 1927 a: LXIII, LXV; — 1927 b: 207, 208; — 1929 a: 13, *44*; — 1929 b: 1500; — 1929 c: 10, 12. — Typusart: *P. primigenius* WASMANN 1926.

P. incola WASMANN 1929 [1929 a]

WASMANN 1927 a: LXVII; — 1927 b: 202; — 1929 a: 45, Taf. IV, Fig. 29—30 (Habitus); — 1929 b: 1504; — 1929 c: 9, 10.

P. primigenius WASMANN 1926

JANSSENS 1953: 74; WASMANN 1926 a: 27; — 1929 a: 44, Taf. III, Fig. 27—28 (Habitus); — 1929 b: 1504; — 1929 c: 9, 10.

Trochoideus

Siehe: Endomychidae — Gattung: *Trochoideus.*

Fam. Pedilidae

Siehe: Anthicidae — Pedilinae.

Fam. Peltidae

Siehe: Ostomidae — Peltinae.

Fam. Phalacridae

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; HANDLIRSCH 1906—08: 772; — 1925: 234; HELM 1886: 271; — 1896: 227; HURD et al. 1962: 110 [M]; KLEBS 1889: 52+; LARSSON 1965: 141; WILLIAMSON 1932: 143.

Gattungen

Olibrus

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 241.

Phalacrus

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 122; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 772; HOPE 1836: 142 [Ba od. Ko?]; SCUDDER 1885: 800; — 1886: 80; — 1891: 565.

Fam. Pimeliidae

Siehe: Tenebrionidae — Pimeliinae.

Fam. Platypodidae

ABDULLAH 1964: 332; HURD et al. 1962: 110, 111 [M]; LARSSON 1978: 157 [Ba, Ko];

Rice 1980: 170, Abb. 6/20 (Habitus) [Siehe Literaturnachtrag]; Schawaller 1981: 3 [Do]; Schedl 1947: 12; — 1972: 64; Schlee 1980: 55, 57, Taf. 36 (Platypodide mit Pseudoscorpion = Phoresie) [Do]; Schlee & Glöckner 1978: 27 [Do].

Platypodinae*): Abdullah 1975: 398; Bachofen-Echt 1949: 114; Crowson 1975: 79.

*) Die genannten Autoren führten die Platypodinae als Unterfamilie der Curculionidae bzw. Ipidae an und nicht als Unterfamilie der Platypodidae.

Gattungen

Cenocephalus

Siehe: *Mitosoma.*

Crossotarsus

Siehe: *Doliopygus (Crossotarsus).*

Doliopygus

D. (Crossotarsus)

D. (Crossotarsus) crinitus
Schedl 1939: 469 [Ko]; — 1972: 65 [Ko].

D. (Crossotarsus) tenuis
Schedl 1939: 468, 469 [Ko]; — 1972: 65 [Ko].

Mitosoma
(*Cenocephalus*)

Larsson 1978: 157 [M]; Schedl 1962: 1035 [M].

M. hurdi Schedl 1962
Schedl 1962: 1037, Abb. 1 (Flügeldeckenabsturz), Taf. 146, Fig. 5—8 (Habitus); — 1972: 65. — [M].

M. quadrilobus Schedl 1962
Schedl 1962: 1037, Abb. 1 (Flügeldeckenabsturz); — 1972: 65. — [M].

M. rhinoceroide Schawaller 1981
Schawaller 1981: 3, *10,* Abb. 1—3, 14—21 (Habitus, Kopf, Pronotum, Elytren, Fühler, Beine, Hautflügel). — [Do].

M. succinicaptus Schedl 1962
Schedl 1962: 1036, Abb. 1 (Flügeldeckenabsturz), Taf. 146, Fig. 1—4 (Habitus); — 1972: 65. — [M].

Periommatus

P. severini
Nunberg 1959: 129, Taf. II, Fig. 1—7, Taf. III, Fig. 8—15 (Habitus, Kopf, Fühler, Flügeldeckenabsturz, Bein) [Ba od. Ko?]; Schedl 1972: 65 [Ba od. Ko?].

Platypus

Andrée 1951: 57; Bachofen-Echt 1949: 114; Burmeister 1832: 635; Crowson 1960: 132; Erichson 1839: 309 [Si]; Foord 1890: 95, Taf., Fig. 3, 3 a—d (Habitus, Flügel, Bein); Giebel 1856 a: 148 [Ba, Si]; — 1856 b: 181; Guérin-Méneville 1825: 580; Handlirsch 1906—08: 836; — 1925: 245 [Bernstein allg., Ko]; Hope 1836: 141 [Ba, Ko]; Keferstein 1834: 327; Kéler 1928: 218, 219, 220, *231,* 232, *234* [Ba, Ko]; — 1929: 35 [Ba, Ko]; Klebs 1910: 241; Motschulsky 1845: 100; Protescu 1937: 106 [Ba, Si]; Schedl 1947: 13, 14, 16; — 1972: 64; Scudder 1885: 787 [Ba, Si]; — 1886: 66 [Ba, Si]; — 1891: 568; Serres 1828: 100; — 1829: 240, 241; Strohmeyer 1914: 12; Williamson 1932: 201, 202.

P. cylindr.
Burmeister 1831: 1100; Handlirsch 1906—08: 836; Kéler 1928: 219, 220; — 1929: 1; Schedl 1947: 13; — 1972: 64; Scudder 1891: 568; Strohmeyer 1914: 12.

*P. flavicornis**)
Dalman 1825: 404, Taf. V, Fig. 13—16 (Habitus, Beine) [Ko]; Handlirsch 1906—08: 1126 [Ko]; Hope 1836: 141 [Ba, Ko]; Kéler 1928: 219, 232, *234*, Abb. 1—2 (Holotypus — zum Vergleich) [Ko]; — 1929: Taf. III, Fig. 1 a—d (Habitus und Beine nach Dalman 1825) [Ko]; Latreille 1829: 93 [Ko]; Meunier 1905: 207 [Ko] [Siehe Literaturnachtrag]; Schedl 1972: 65 [Ko]; Strohmeyer 1914: 12 [Ko].
*) Siehe auch: *P. solutus* und *P. trispinatus.*

P. hintzi
Unsichere Bestimmung: Schedl 1970: 70 [Ko].

P. maravignae Guérin 1838
Guérin-Méneville 1838: 170, Taf. I, Fig. 7 (Habitus); Handlirsch 1906—08: 836; Kéler 1928: 220; — 1929: 3, 35, 38, Taf. III, Fig. 2 (Habitus nach Guérin-Méneville 1838; Malfatti 1881: 95; Schedl 1947: 13, Abb. 1 (Habitus nach Guérin-Méneville 1838; — 1972: 64, Abb. 19 (Habitus nach Guérin-Méneville 1838); Scudder 1891: 569; Strohmeyer 1914: 12. — [Si].

P. solutus
Schedl 1939: 468 [Ko]; — 1972: 65 [Ko].
*) Siehe auch: *P. flavicornis.*

P. trispinatus
Kéler 1928: 236 [Ko]; — 1929: 35 [Ko].
*) Siehe auch: *P. flavicornis.*

Fam. Pselaphidae

Ander 1942: 25; Andrée 1951: 56; Bachofen-Echt 1949: 102, 105, *107*; Berendt 1845: 56; Brues 1933: 395; Helm 1886: 271, 277; Hope 1836: 139 [Ko]; Jeannel 1942: 194; — 1949: 67; Kelner-Pillault 1970: 11; Klebs 1889: 52+; Larsson 1965: 141; — 1978: 110; Laurentiaux 1953: 477; Menge 1856: 22; Müller 1963: 213; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 255; Weidner 1958: 54, Abb. 2 A, b (Habitus); Williamson 1932: 143.

Unterfamilien

Clavigerinae (auch: Clavigeridae)
Hope 1836: 139 [Ko]; Williamson 1932: 143.

Pselaphinae
Bachofen-Echt 1949: 107.

Tribus

Thyrini
Beier 1955: 51.

Gattungen

Articerus Dalman 1825

Dalman 1825: 394; Handlirsch 1925: 230. — Typusart: *A. armatus* Dalman 1825.

A. armatus Dalman 1825
Dalman 1825: 395, Taf. V, Fig. 12 (Habitus); Handlirsch 1906—08: 1114; Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

*A. dalmannianus**)
Hope 1836: 139 [Ko].
*) Vermutlich Verwechslung mit *A. armatus* Dalman.

Barybryaxis Schaufuss 1890

Handlirsch 1925: 230; Schaufuss, L. W. 1890 a: 121. — Typusart: *B. lata* Schaufuss 1890.

B. lata SCHAUFUSS 1890
SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 122, Taf. 3, Fig. 11 (Habitus).

Batrisus

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1925: 230; LARSSON 1978: 110.

B. antiquus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 733; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 136.

B. pristinus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 732; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 134.

B. testaceus (HOPE 1837)*)
SCHAUFUSS, L. W. 1890: 104, *137*.
*) Gattungszugehörigkeit unsicher. Wurde von HOPE 1837 unter dem Namen *Temnodera testacea* aus dem Animé (Kopal) und nicht aus dem Bernstein, wie SCHAUFUSS angibt, beschrieben.

Bryaxis

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 105; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 731; — 1925: 230; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1978: 110; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 477.

B. glabrella SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 731; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 117.

B. patris SCHAUFUSS 1891
HANDLIRSCH 1906—08: 732; HELM 1897: 88; KORSCHEFSKY 1939: 12; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, C. 1891: 53.

B. veterum SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 732; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 104, *120*.

Bythinus

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1906—08: 732; — 1925: 230; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1978: 110; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 480.
Unsichere Bestimmung: MENGE 1856: 22.

B. caviceps SCHAUFUSS 1890*)
HANDLIRSCH 1906—08: 732; HELM 1896: 226; REITTER 1891: 228; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 127.
*) Siehe auch: *Bythinus schaufussi* REITTER 1891 nom. nov. pro *Bythinus caviceps* SCHAUFUSS 1890.

B. foveopunctatus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 732; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 124.

B. schaufussi REITTER 1891 nom. nov.*)
HANDLIRSCH 1906—08: 732**); REITTER 1891: 228.
*) nom. nov. pro *B. caviceps* SCHAUFUSS 1890.
**) REITTER ist dort falsch zitiert.

B. tenuipes SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 732; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 123.

B. typicus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 732; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 104, *125*.

Ctenistodes SCHAUFUSS 1890

HANDLIRSCH 1913: 403; — 1925: 230; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 105, *141*. — Typusart: *C. claviger* SCHAUFUSS 1890.

C. claviger Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Schaufuss, L. W. 1890 a: 142, Taf. 5, Fig. 17 (Habitus).

Cymbalizon Schaufuss 1890

Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1925: 230; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 a: 137. — Typusart: *C. tyroides* Schaufuss 1890.

C. tyroides Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 138.

Dantiscanus Schaufuss 1890

Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1925: 230; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 a: 142. — Typusart: *D. costalis* Schaufuss 1890.

D. costalis Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 143, Taf. 5, Fig. 18 (Maxillarpalpus).

Desimia

Unsichere Bestimmung: Handlirsch 1925: 230; Klebs 1910: 241.

Deuterotyrus Schaufuss 1890

Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1925: 230; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 a: 131. — Typusart: *D. redivivus* Schaufuss 1890.

D. redivivus Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 732; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 131.

Enoptostomus

Unsichere Bestimmung: Handlirsch 1925: 230; Klebs 1910: 241.

Eupines

E. setifera Oke 1957
Hills 1957: 17; Oke 1957: 29, Abb. 1, 1—2 (Habitus, Fühler, Maxillarpalpus). — [V].

Euplectus

Bachofen-Echt 1949: 107; Berendt 1845: 49, *56*; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 105; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 733; — 1925: 230; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 a: 104; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 521.

E. lentiferus Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 105, *152*.

E. mozarti Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 105, 152, *155*.

E. quadrifoveatus Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 152, *154*.

E. aff. *reichenbachii*
Motschulsky 1856: 28.

*Eupsinoides**) Motschulsky 1856

Handlirsch 1925: 230; Motschulsky 1856: 26; Scudder 1885: 801; — 1886: 81. — Typusart: *E. glabrellus* Motschulsky 1856.

E. glabrellus Motschulsky 1856
Handlirsch 1906—08: 732; Larsson 1978: 110; Motschulsky 1856: 26; — 1868:

103; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 119; SCUDDER 1891: 522.
*) HANDLIRSCH und LARSSON schreiben fälschlicherweise: *Euspinoides*.

Faronus

HANDLIRSCH 1925: 230; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1978: 110.

F. porrectus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 734; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 158, Taf. 6, Fig. 26 (Fühler).

F. tritomicrus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 734; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 158, Taf. 6, Fig. 27 (Habitus).

Greys SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1925: 230; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 111, *113*. — Typusart: *G. conciliator* SCHAUFUSS 1890.

G. conciliator SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 731; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 113.

Hagnometopias SCHAUFUSS 1890

ANDER 1942: 26; HANDLIRSCH 1913: 403; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 105, *133*. — Typusart: *H. pater* SCHAUFUSS 1890.

H. pater SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 732; — 1925: 230, Abb. 211 (Habitus nach SCHAUFUSS 1890 a); LAURENTIAUX 1953: 477, Abb. 72 (Habitus nach SCHAUFUSS 1890 a) MÜLLER 1963: 213, Abb. 292 (Habitus nach SCHAUFUSS 1890 a); SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 134, Taf. 4, Fig. 13 (Habitus).

Hetereuplectus SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1925: 230; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 156. — Typusart: *H. retrorsus* SCHAUFUSS 1890.

H. retrorsus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 734; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 105, *156*.

Monyx SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1925: 230; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 129. — Typusart: *M. spiculatus* SCHAUFUSS 1890.

M. spiculatus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 732; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 129.

Nugaculus SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1925: 230; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 147. — Typusart: *N. calcitrans* SCHAUFUSS 1890.

N. calcitrans SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 733; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 148.

Nugator SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1925: 230; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 149. — Typusart: *N. stricticollis* SCHAUFUSS 1890.

N. stricticollis SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 733; HELM 1896: 226; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 149.

Pammiges SCHAUFUSS 1890

HANDLIRSCH 1925: 230; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 a: 105, *144*. — Typusart: *P. spectrum* SCHAUFUSS 1890.

P. spectrum Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Schaufuss, L. W. 1890 a: 144, Taf. 5, Fig. 19 (Habitus).

Pantobatrisus Schaufuss 1890

Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1925: 230; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 a: 145. — Typusart: *P. cursor* Schaufuss 1890.

P. cursor Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 145.

*Parabryaxis**)

Larsson 1978: 110.

P. lata
Handlirsch 1906—08: 732.

*) Vermutlich von den beiden genannten Autoren verwechselt mit: *Barybryaxis* Schaufuss 1890 bzw. *Barybryaxis lata* Schaufuss 1890.

Pselaphus

Berendt 1845: 56; Dalman 1825: 385 [Ko]; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 105; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 734, 1114 [Ba, Ko]; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 571.
Unsichere Bestimmung: Handlirsch 1925: 230 [Unklar, ob Ba oder Ko oder beides].

Temnodera Hope 1837

Handlirsch 1925: 230; Hope 1837: 52. — Typusart: *T. testacea* Hope 1837.

T. testacea Hope 1837*)
Hope 1837: 52, Taf. VII, Fig. 2, 2 a (Habitus, Palpus); Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]; Schaufuss, L. W. 1890 a: 137. — [Ko].

*) Siehe auch: *Batrisus testaceus* (Hope 1837).

Tmesiphoroides Motschulsky 1856

Handlirsch 1925: 230; Motschulsky 1856: 26; Scudder 1886: 81. — Typusart: *T. cariniger* Motschulsky 1856.

T. cariniger Motschulsky 1856
Handlirsch 1906—08: 734; Larsson 1978: 110; Motschulsky 1856: 26, Taf., Fig. 5 (Habitus, Fühler); — 1868: 103; Schaufuss, L. W. 1890 a: 159; Scudder 1885: 801, Abb. 1059 (Habitus nach Motschulsky 1856); — 1891: 589.

Trimium

Handlirsch 1925: 230; Klebs 1910: 241.

Tychus

Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1925: 230; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 110.

T. avus Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 731; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 104, *116*.

T. radians Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 731; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 114.

Tyrus

Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1925: 230; Larsson 1978: 110.

T. electricus Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 733; Helm 1896: 226; Schaufuss, L. W. 1890 a: 103, *139*.

Fam. Psoidae

Siehe: Bostrychidae — Psoinae.

Fam. Ptiliidae

(Trichopterygidae)

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; DYBAS 1961: 1 [Ba, M]; HANDLIRSCH 1906—08: 737; — 1925: 228; HELM 1886: 271; — 1896: 226; HURD et al. 1962: 110 [M]; KLEBS 1889: 52+; — 1910: 242; LARSSON 1965: 141; — 1978: 110; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 256; STATZ & HORION 1937: 9; WEITSCHAT et al. 1978: 34; WILLIAMSON 1932: 143; ŽERICHIN 1980: 59 [R] [Siehe Literaturnachtrag].

Gattungen

Microptilium

M. geistautsi DYBAS 1961

DYBAS 1961: 8, Abb. 3—5 (Habitus, Fühler); LARSSON 1978: 110, Abb. 30 (Habitus nach DYBAS 1961).

Ptenidium

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; HANDLIRSCH 1925: 228; KLEBS 1910: 242.

Ptinella

P. oligocoenica PARSONS 1939

DYBAS 1961: 1; LARSSON 1978: 110; PARSONS 1939: 62, Abb. 1 a—e (Habitus, Oberflächenstruktur des Pronotums und der Elytren, Fühler).

Fam. Ptilodactylidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 108; CROWSON 1975: 83; LARSSON 1978: 84.

Gattungen

Ptilodactyloides MOTSCHULSKY 1856

BACHOFEN-ECHT 1949: 108; HANDLIRSCH 1925: 236; MOTSCHULSKY 1856: 26. — Typusart: *P. stipulicornis* MOTSCHULSKY 1856.

P. stipulicornis MOTSCHULSKY 1856

HANDLIRSCH 1906—08: 743; LARSSON 1978: 84; MOTSCHULSKY 1856: 26, Taf., Fig. 3 (Habitus); — 1868: 103; SCUDDER 1885: 798, Abb. 1039 (Habitus nach MOTSCHULSKY 1856); SCUDDER 1891: 574.

Fam. Ptinidae

BACHOFEN-ECHT 1949: 110; HANDLIRSCH 1906—08: 758; HELM 1886: 271; — 1896: 228; KATINAS 1971: 33; KLEBS 1889: 53+; LARSSON 1965: 141; — 1978: 159; MENGE 1856: 21; WILLIAMSON 1932: 144.

Unterfamilien

Ptininae

HANDLIRSCH 1925: 237.

Gattungen

Niptus

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 159.

Ptinus

ABDULLAH & ABDULLAH 1967: 24; BACHOFEN-ECHT 1949: 110; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 77; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 758; KLEBS 1910: 236; LARSSON 1978: 159; SCUDDER 1885: 796; — 1886: 75; — 1891: 574.

Fam. Pyrochroidae

ANDRÉE 1951: 58; BACHOFEN-ECHT 1949: *112,* 115; HANDLIRSCH 1906—08: 777; HELM 1886: 271; — 1896: 228; KLEBS 1889: 53+; LARSSON 1965: 141; — 1978: 161; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 263; WILLIAMSON 1932: 144.

Gattungen

Palaeopyrochroa ABDULLAH 1965

ABDULLAH 1965: 40. — Typusart: *P. crowsoni* ABDULLAH 1965.

P. crowsoni ABDULLAH 1965

ABDULLAH 1965: 41, Taf. I, Fig. 3—4 (Habitus); — 1975: 396; LARSSON 1978: 161.

Pyrochroa

BACHOFEN-ECHT 1949: 112; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 656; — 1856 a: 104; — 1856 b: 181; HANDLIRSCH 1906—08: 777; — 1925: 238; SCUDDER 1885: 790; — 1886: 69; — 1891: 574.

Fam. Pythidae

(Salpingidae)

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; HANDLIRSCH 1906—08: 777; — 1925: 238 [Ba, Ko]; HELM 1896: 228; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1978: 161; WILLIAMSON 1932: 144.

Gattungen

Lissodema

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1978: 161.

Rhinosimus

HANDLIRSCH 1925: 238 [Ko].
Unsichere Bestimmung: HOPE 1836: 141 [Ko].

Salpingus

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 111; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1978: 161.

Fam. Rhipiphoridae

BACHOFEN-ECHT 1949: 112; COCKERELL 1917 b: 40 [Bu]; — 1920: 211 [Bu]; JEANNEL 1942: 193; — 1949: 67; LARSSON 1978: 112, Taf. 11, Fig. A (Habitus); WEIDNER 1952: 70; WILLIAMSON 1932: 144; ŽERICHIN 1980: 61 [Ba, Bu] [Siehe Literaturnachtrag].
Unsichere Bestimmung: CROWSON 1975: 71 [C].
Larven: LARSSON 1978: 112; LAURENTIAUX 1953: 477; MÜLLER 1963: 213.
Rhipiphorinae*): HANDLIRSCH 1925: 239 [Ba, Ko].

*) Rhipiphorinae wurde vom genannten Autor als Unterfamilie der Mordellidae erwähnt und nicht als Unterfamilie der Rhipiphoridae.

Gattungen

Myodites

BURN 1918: 103 [Bu].

M. burmiticus Cockerell 1917
Cockerell 1917 c: 22, Abb. 6 (Habitus). — [Bu].

Pelecotoma

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 113.

Rhipidius

Scudder 1885: 790; — 1886: 69.

R. megalophus Dalman 1825
Dalman 1825: 398, Taf. V, Fig. 1—4 (Habitus, Kopf, Bein); Handlirsch 1906—08: 1119; Hope 1836: 141; Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

R. primordialis Stein 1877
Handlirsch 1906—08: 780; Larsson 1978: 113; Scudder 1891: 575; Stein 1877: 29.

R. pyrrholophus Dalman 1825
Dalman 1825: 399, Taf. V, Fig. 5—8 (Habitus, Elytra, Flügel, Bein); Handlirsch 1906—08: 1119; Hope 1836: 141; Meunier 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

Rhipiphorus

Bachofen-Echt 1949: 112; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 113; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 780; Larsson 1978: 112; Menge 1856: 21; Scudder 1885: 790; — 1886: 69; — 1891: 575.

Fam. Rhizophagidae

Rodendorf & Ponomarenko 1962: 262.

Gattungen

Rhizophagus

(*Ips* Olivier)*)

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 656; — 1856 a: 44; — 1856 b: 180; Guérin-Méneville 1825: 580*); Handlirsch 1906—08: 770; Helm 1896: 227; Keferstein 1834: 327*); Kéler 1928: 218, 231*); Larsson 1978: 160; Motschulsky 1856: 28; Schedl 1947: 13*); — 1972: 64*); Scudder 1885: 799; — 1886: 79; — 1891: 542*), 576; Serres 1828: 100*); — 1829: 239, 241*).

*) Alle Literaturangaben über *Ips* beziehen sich auf Guérin-Méneville 1825 bzw. Serres 1828 und 1829. Guérin-Méneville erwähnt lediglich: „*Ips*?", Serres 1828 erwähnt „*Ips* Olivier" und 1829: „*Ips* de Fabricius et d'Olivier"; beide Autoren beziehen sich auf eine Sammlung von Desmarest. Laut Coleopterorum Catalogus ist *Ips* Olivier ein Synonym von *Rhizophagus* Herbst und *Ips* Fabricius ein Synonym von *Glischrochilus* Reitter (Nitidulidae).

Fam. Rhysodidae

Williamson 1932: 143.

Fam. Salpingidae

Siehe: Pythidae.

Fam. Scaphidiidae

Bachofen-Echt 1949: 106; Handlirsch 1925: 228 [Ba, Ko]; Larsson 1965: 141; — 1978: 161; Williamson 1932: 143; Žerichin 1980: 59 [Siehe Literaturnachtrag].

Gattungen

Scaphidium

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 47; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 737; Scudder 1885: 800; — 1886: 80; — 1891: 578.

Scaphosoma

Unsichere Bestimmung: Larsson 1978: 161.

Fam. Scarabaeidae

Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1906—08: 842; Helm 1886: 276; — 1896: 227; Quiel 1911: 190; Williamson 1932: 143; Zang 1905 a: 198.

Unterfamilien

Aphodiinae (auch: Aphodidae)
Klebs 1889: 53+; Williamson 1932: 144.

Cetoniinae (auch: Cetonide)
Andrée 1929 b: 150 [Ko]; Bachofen-Echt 1928 a: Taf., Fig. 3 (Habitus) [Ko].

Melolonthinae
Bachofen-Echt 1949: 107; Handlirsch 1925: 246 [Ba, Ko].

Scarabaeinae
Handlirsch 1925: 245 [Ba, Ko].

Gattungen

Aphodius

Helm 1886: 277; Scudder 1885: 795; — 1886: 74; Théodoridès 1952: 34.
Unsichere Bestimmung: Bachofen-Echt 1949: 107; Klebs 1910: 241.

A. fossor *)
*) Alle in der Literatur gemachten Angaben über *A. fossor* — Robert aus dem baltischen Bernstein sind falsch. Hierbei handelt es sich nicht um ein Bernstein-Fossil, sondern um einen Torf-Einschluß.

A. succini Zang 1905 *)
Handlirsch 1906—08: 1356; Kolbe 1925: 150; Quiel 1911: 187, 190; Schmidt 1910: 140; Zang 1905 a: 204, Taf., Fig. 5 (Habitus).
*) Siehe auch: *Ataenius succini* (Zang 1905) bzw. *Saprosites succini* (Zang 1905).

Ataenius

A. europaeus Quiel 1911
Kolbe 1925: 150; Quiel 1911: 187.

A. succini (Zang 1905) *)
Quiel 1911: 187, 189.
*) Gattungszugehörigkeit unsicher. Siehe auch: *Aphodius succini* Zang 1905 bzw. *Saprosites succini* (Zang 1905).

Hoplia

Hope 1836: 140 [Ko].

Rhyssemus

Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 241.

Saprosites

S. succini (Zang 1905) *)
Kolbe 1925: 150.
*) Siehe auch: *Aphodius succini* Zang 1905 bzw. *Ataenius succini* (Zang 1905).

Scarabaeus

Fischer 1939: 96.

Serica

Giebel 1862: 321 [Ba = Ko]; Handlirsch 1906—08: 839]Ba = Ko]; Hennig 1966: 5 [Ba = Ko]; Quiel 1911: 189, 190 [Ba = Ko]; Scudder 1885: 795 [Ba = Ko]; — 1886: 74 [Ba = Ko]; — 1891: 579 [Ba = Ko]; Zang 1905 a: 198 [Ba = Ko].

Trox

Helm 1886: 277.

Fam. Scolytidae

Siehe: Ipidae.

Fam. Scraptiidae

Bachofen-Echt 1949: 112; Larsson 1965: 141; — 1978: 147; Schlüter 1978: 127 [R]; Žerichin 1980: 61 [Ba, R] [Siehe Literaturnachtrag]; Žerichin & Sukačeva 1973: 37 [R].
Unsichere Bestimmung: Žerichin & Sukačeva 1973: 19 [R].

Gattungen

Archescraptia Abdullah 1964

Abdullah 1964: 340. — Typusart: *A. emarginata* Abdullah 1964.

A. emarginata Abdullah 1964

Abdullah 1964: 341, Taf. II, Fig. 2—3 (Habitus); — 1975: 396; Larsson 1978: 147.

Palaeoscraptia Abdullah 1964

Abdullah 1964: 339. — Typusart: *P. elongata* Abdullah 1964.

P. elongata Abdullah 1964

Abdullah 1964: 340, Taf. I, Fig. 11, Taf. II, Fig. 1 (Habitus); — 1975: 396; Larsson 1978: 147.

Scraptia

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Handlirsch 1906—08: 778; — 1925: 239 [Ba, Si]; Helm 1896: 228; Klebs 1910: 240; Larsson 1978: 147, Taf. 10, Fig. B (Habitus); Scudder 1886: 70 [Si].
Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 240.
Larve: Larsson 1978: 147, Abb. 54 C (Habitus).

S. inclusa Ermisch 1941

Abdullah 1964: 343; Ermisch 1941: 184, Taf. VII, Fig. 7 (Habitus); Larsson 1978: 147; Weidner 1952: 88.

S. longelytrata Ermisch 1943

Ermisch 1943: 67.

S. ovata Guérin 1838

Guérin-Méneville 1838: 170, Taf. I, Fig. 6 (Habitus); Handlirsch 1906—08: 778; Malfatti 1881: 95; Scudder 1885: 791, Abb. 1015 (Habitus nach Guérin-Méneville 1838); — 1891: 578. — [Si].

S. pseudofuscula Ermisch 1941

Abdullah 1964: 343; Ermisch 1941: 183; Larsson 1978: 147; Weidner 1952: 88.

Trotomma

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 112; Handlirsch 1925: 239; Klebs 1910: 240.

Fam. Scydmaenidae

Bachofen-Echt 1949: 107; Bollow 1940: 117; Brues 1933: 395; Handlirsch 1925: 228 [Ba, Ko]; Helm 1886: 271; Hills 1957: 17 [V]; Hiura & Miyatake 1974: 391 [Ko]; Hurd et al. 1962: 110 [M]; Klebs 1889: 52+; Larsson 1965: 141; — 1978: 110; McAlpine & Martin 1969 a: 822, 836, Abb. 2—3 (Habitus) [C]; — 1969 b: 37, 2 Abb. (Habitus nach McAlpine & Martin 1969 a) [C]; Oke 1957: 29, Abb. 1/4 (Maxillarpalpus) [V]; Rodendorf & Ponomarenko 1962: 255; Schaufuss, L. W. 1890 b: 561; Schlüter 1978: 127 [C]; Williamson 1932: 143; Žerichin 1980: 59 [C] [Siehe Literaturnachtrag].
Larven: Larsson 1978: 110.

Gattungen

Cephennium

Klebs 1910: 241.

Clidicus

Ander 1942: 26.

C. balticus Schaufuss 1896
Handlirsch 1906—08: 735; Helm 1897: 88; Kolbe 1925: 150; Larsson 1978: 110; Schaufuss, C. 1896: 51.

Cryptodiodon Schaufuss 1890

Bachofen-Echt 1949: 107; Schaufuss, L. W. 1890 b: 563, *564*. — Typusart: *C. corticaroides* Schaufuss 1890.

C. corticaroides Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 734; Helm 1896: 225; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 b: 564.

*Cyrtoscydmus**)

Bachofen-Echt 1949: 107; Schaufuss, L. W. 1890 b: 563, 566.
*) Laut Coleopterorum Catalogus ist *Cyrtoscydmus* eine Untergattung von *Stenichnus*.

C. capucinus Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 734; Helm 1896: 225; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 b: 570.

C. carinulatus Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 734; Helm 1896: 225; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 b: 568.

C. laticlavus Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 734; Helm 1896: 225; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 b: 566.

C. titubans Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 734; Helm 1896: 225; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 b: 571.

Electroscydmaenus Schaufuss 1890

Bachofen-Echt 1949: 107; Schaufuss, L. W. 1890 b: 563, *584*. — Typusart: *E. pterostichoides* Schaufuss 1890.

E. pterostichoides Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 735; Helm 1896: 225; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 b: 585.

Euconnus

Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 110.

E. fossilis FRANZ 1976
FRANZ 1976: 81, Abb. 2 (Habitus).

E. liedtkei FRANZ 1976
FRANZ 1976: 81, Abb. 3 (Habitus).

E. siculus FIORI 1932
FIORI 1932: 51, Taf. III, Fig. 3 a—b (Habitus). — [Si].

E. succini FRANZ 1976
FRANZ 1976: 80, Abb. 1 (Habitus).

Eumicrus

Siehe: *Scydmaenus.*

Euthia

KLEBS 1910: 241.

Hetereuthia SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 562, *579.* — Typusart: *H. elegans* SCHAUFUSS 1890.

H. elegans SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 735; HELM 1896: 225; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 580.

Heuretus SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 562, 563, *583.* — Typusart: *H. coriaceus* SCHAUFUSS 1890.

H. coriaceus SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 735; HELM 1896: 225; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 583.

Mastigus

HELM 1886: 275; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 577.

Neuraphes

KLEBS 1910: 241.

Palaeomastigus SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 562, *575.* — Typusart: *P. helmi* SCHAUFUSS 1890.

P. helmi SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 735; HELM 1896: 225; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 576.

Palaeothia SCHAUFUSS 1890

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 562, 563, *581.* — Typusart: *P. tenuitarsis* SCHAUFUSS 1890.

P. tenuitarsis SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 735; HELM 1896: 225; LARSSON 1978: 110; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 582.

Scydmaenoides MOTSCHULSKY 1856

MOTSCHULSKY 1856: 27; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 81. — Typusart: *S. nigrescens* MOTSCHULSKY 1856.

S. nigrescens MOTSCHULSKY 1856
HANDLIRSCH 1906—08: 735; LARSSON 1978: 110; MOTSCHULSKY 1856: 27; — 1868: 103; SCHAUFUSS, L. W. 1890 b: 561; SCUDDER 1891: 579.

Scydmaenus
(*Eumicrus*)

Berendt 1845: 47, *56*; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 105; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906–08: 734; Klebs 1910: 241; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 579.

Semnodioceras Schaufuss 1890

Bachofen-Echt 1949: 107; Schaufuss, L. W. 1890 b: 563, *573*. — Typusart: *S. halticaeforme* Schaufuss 1890.

S. halticaeforme Schaufuss 1890
Handlirsch 1906—08: 735; Helm 1896: 225; Larsson 1978: 110; Schaufuss, L. W. 1890 b: 573.

*Stenichnus**)

Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 110.
*) Siehe auch: *Cyrtoscydmus*.

Fam. Serropalpidae

Siehe: Melandryidae.

Fam. Silphidae

Bachofen-Echt 1949: 106; Brues 1933: 395; Handlirsch 1906—08: 736; Helm 1886: 271; — 1896: 226; Klebs 1889: 52+; Larsson 1965: 141; — 1978: 110; Laurentiaux 1953: 477; Müller 1963: 213; Williamson 1932: 143.

Unterfamilien

Cholevinae
Bachofen-Echt 1949: 106.

Silphinae
Bachofen-Echt 1949: 106; Handlirsch 1925: 227.

Gattungen

Catops

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 47; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 736; — 1925: 228; Helm 1896: 227; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 801; — 1886: 82; — 1891: 487.

Colon

Handlirsch 1906—08: 736; — 1925: 228; Helm 1896: 227.

Ipelates

Hatch 1927 b: 366.
Unsichere Bestimmung: Klebs 1910: 241.

Nemadus

Handlirsch 1925: 228; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 111.

N. colonoides
Jeannel 1942: 192; Lindroth 1957: 307.

Ptomaphagus

Handlirsch 1925: 228.

P. germari Schlechtendal 1888*)
Ermisch 1941: 177; Handlirsch 1906—08: 736; Larsson 1978: 111; Schlech-

TENDAL 1888: 483, Abb. 3 (Fühler); SCUDDER 1891: 574.
*) Siehe auch: *Mordellina inclusa* GERMAR 1813 (Mordellidae).

Fam. Sphaeriidae

WILLIAMSON 1932: 143.

Fam. Staphylinidae

(„Brachelytra“)

ANDER 1942: 25, 36; ANDRÉE 1951: 56; BACHOFEN-ECHT 1949: 102, *106*; BERENDT 1845: 49, *56*; BRUES 1933: 395; HANDLIRSCH 1906—08: 731; — 1925: 230 [Ba, Ko]; HELM 1886: 271, 276, 277; — 1896: 225; HIURA & MIYATAKE 1974: 391 [Ko]; HOPE 1836: 143; HURD et al. 1962: 110 [M]; KATINAS 1971: 34; KLEBS 1889: 52+; — 1910: 242; KELNER-PILLAULT 1970: 11; LARSSON 1965: 141; — 1978: 109; LAURENTIAUX 1953: 477; MCALPINE & MARTIN 1969 a: 836 [C]; MENGE 1856: 23; MOTSCHULSKY 1856: 25; MÜLLER 1963: 213; SCHLEE & GLÖCKNER 1978: 27 [Do]; SCHLÜTER 1978: 67, 127, Abb. 40, 99 (Graphische Darstellung: Stratigraphische Reichweite und Mindestalter) [Ba, C, Do, F, L, R]; WEIDNER 1952: 66, Abb. 6 (Habitus); WILLIAMSON 1932: 143; ŽERICHIN & SUKAČEVA 1973: 37 [R].
Larve: MCALPINE & MARTIN 1969 a: 823, Abb. 4 (Habitus) [C]; — 1969 b: 37, 1 Abb. (Habitus — siehe MCALPINE & MARTIN 1969 a) [C].

Unterfamilien

Aleocharinae (auch: Aleocharidae)

BACHOFEN-ECHT 1949: 106, Abb. 88 (Habitus); BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1856 a: 74; HANDLIRSCH 1925: 229 [Ba, Ko]; SCUDDER 1891: 458; ŽERICHIN 1980: 59 [R] [Siehe Literaturnachtrag]; ŽERICHIN & SUKAČEVA 1973: 19 [R].
Larve: CROWSON 1975: 71 [C].

Oxytelinae

BACHOFEN-ECHT 1949: 107, Abb. 90 (Habitus); BEIER 1955: 51; HANDLIRSCH 1925: 230 [Ba, Ko].

Paederinae

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1925: 229 [Ba, Ko].

Proteininae

LARSSON 1978: 110.

Staphylininae

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; HANDLIRSCH 1925: 229 [Ba, Si]; SCHLÜTER 1978: 68, 110, Abb. 41—43 (Habitus, Kopf), Taf. 8, Fig. 3—4 (Habitus) [F].

Tachyporinae

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; HANDLIRSCH 1925: 229.

Trichopseniinae

EMERSON 1971: 258 [M].

Gattungen

Aleochara

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; BERENDT 1845: 56; DALMAN 1825: 385 [Ko]; GIEBEL 1852: 655; GRAVENHORST 1834: 92; HANDLIRSCH 1906—08: 721, 1114 [Ba, Ko]; HELM 1896: 225; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 461.
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 241.

Anthobium

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 241; LARSSON 1978: 109.
Larve (unsichere Bestimmung): LARSSON 1978: 110.

A. (Eusphalerum)

Larsson 1978: 110.

Anthophagus

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 75; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 730; Hope 1836: 140 [Ko]; Scudder 1885: 801; — 1886: 80; — 1891: 467.

Atheta

Bachofen-Echt 1949: 106; Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 109.

Bembicidiodes Schaufuss 1889

Schaufuss, L. W. 1889: 267. — Typusart: *B. inaequicollis* Schaufuss 1889.

B. inaequicollis Schaufuss 1889
Handlirsch 1906—08: 729; Helm 1896: 225; Schaufuss, L. W. 1889: 267; Scudder 1891: 472.

Bledius

Handlirsch 1906—08: 728; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 801; — 1886: 80; — 1891: 473.

Bolitobius

Bachofen-Echt 1949: 106; Klebs 1910: 241.

Bryocharis

Klebs 1910: 241; Larsson 1978: 109.

Carpalimus

Siehe: *Trogophloeus* (*Carpalimus*).

Compsochilus

Siehe: *Planeustomus.*

Conosoma
(*Conurus*)

Klebs 1910: 241.

Cryptobium

Bachofen-Echt 1949: 107; Klebs 1910: 241.

Cypha

Siehe: *Hypocyptus.*

Eusphalerum

Siehe: *Anthobium* (*Eusphalerum*).

Gyrophaena

Klebs 1910: 241.

Homalium

Siehe: *Omalium.*

Homalota

Klebs 1910: 241.

Hypocyptus
(*Cypha*)

Hope 1836: 143.

Ischnoglossa

Siehe: *Stichoglossa* (*Ischnoglossa*).

Lathrobium

Bachofen-Echt 1949: 107; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 72; —

1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 727; KLEBS 1910: 242; LARSSON 1978: 109, 110; SCUDDER 1891: 545.
Larve: LARSSON 1978: 110.

L. (Palaeolobrathium) ABDULLAH & ABDULLAH 1968

ABDULLAH & ABDULLAH 1968: 2. — Typusart: *L. (Palaeolobrathium) whitei* ABDULLAH & ABDULLAH 1968.

L. (Palaeolobrathium) whitei ABDULLAH & ABDULLAH 1968
ABDULLAH & ABDULLAH 1968: 2, Taf. I, Fig. 1—4 (Habitus); ABDULLAH 1975: 389.

Leptacinus

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; KLEBS 1910: 242.

Leptusa

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; HANDLIRSCH 1906—08: 721; HELM 1896: 225; KLEBS 1910: 242.

Medon

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 242; LARSSON 1978: 109.

Micropeplus

Larve: LARSSON 1978: 110.

Mycetoporus

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 74; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 723; KLEBS 1910: 242; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 554.

Myrmedonia

Siehe: *Zyras*.

Oligota

LARSSON 1978: 110.

Olophrum

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 242.

Omalium

BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 a: 74; — 1856 b: 180; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 80; — 1891: 533.

Osorius

HOPE 1836: 139 [Ko].

O. brunnicornis HOPE 1837
HOPE 1837: 52, Taf. VII, Fig. 1, 1 a—b (Habitus, Fühler, Maxillarpalpus); MEUNIER 1905: 207 [Siehe Literaturnachtrag]. — [Ko].

Oxypoda

O. binodosa SEEVERS 1971
SEEVERS 1971: 84, Abb. 3 a—b (Habitus, Kopf), Taf. 2 C (Habitus). — [M].

Oxyporus

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; HANDLIRSCH 1906—08: 728; — 1925: 230; HELM 1896: 225; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 80.

O. blumenbachii GRAVENHORST 1806
GRAVENHORST 1806: 235, 3 (Index); HANDLIRSCH 1906—08: 728; SCUDDER 1890: 88; — 1891: 562.

Oxytelus

HANDLIRSCH 1906—08: 729; HELM 1896: 225.

Paederus

HANDLIRSCH 1906—08: 727; HELM 1896: 225; MOTSCHULSKY 1856: 28.

Palaeopsenius SEEVERS 1971

SEEVERS 1971: 78. — Typusart: *P. mexicanus* SEEVERS 1971.

P. mexicanus SEEVERS 1971
SEEVERS 1971: 77, *79*, Abb. 1 a—d (Habitus, Kopf, Sternum, 9. Sternit). — [M].

Palaminus

SEEVERS 1971: 84, Taf. 2 D (Habitus) [M].

Paracyptus SEEVERS 1971

SEEVERS 1971: 82. — Typusart: *P. minutissima* SEEVERS 1971.

P. minutissima SEEVERS 1971
SEEVERS 1971: 77, *82*, Abb. 2 a—c (Habitus, Kopf, Tarsus). — [M].

Philonthus

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 725; HELM 1896: 225; KLEBS 1910: 242; LARSSON 1978: 109; MENGE 1856: 23; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 565, 566.

Phloeocharis

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 242.

Planeustomus
(*Compsochilus*)

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 241.

Platyprosopus

Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 242.

*Pseudolesteua**) SCHAUFUSS 1890

SCHAUFUSS, L. W. 1890 c: 69. — Typusart: *P. insinuans* SCHAUFUSS 1890.

P. insinuans SCHAUFUSS 1890
HANDLIRSCH 1906—08: 730; SCHAUFUSS, L. W. 1890 c: 69.

*) HANDLIRSCH schreibt „*Pseudolesteva*“.

Quedius

BACHOFEN-ECHT 1949: 106; BERENDT 1845: 56; GIEBEL 1852: 655; — 1856 b: 180; HANDLIRSCH 1906—08: 723; KLEBS 1910: 242; MENGE 1856: 23; MOTSCHULSKY 1856: 28; SCUDDER 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 574, 575.

Rugilus

Siehe: *Stilicus*.

Scopaeus

BACHOFEN-ECHT 1949: 107; KLEBS 1910: 242; LARSSON 1978: 109.

Sepedophilus

LARSSON 1978: 110.

Staphylinus

BERENDT 1830: 34; GIEBEL 1856 a: 71; — 1856 b: 180; GRAVENHORST 1834: 92; HANDLIRSCH 1906—08: 724; HOLL 1829: 138; HOPE 1836: 139; MENGE 1856: 22; SCUDDER 1885: 801 [Ba, Si]; — 1886: 81 [Ba, Si]; — 1891: 584.
Unsichere Bestimmung: GUÉRIN-MÉNEVILLE 1838: 170 [Si]; HANDLIRSCH 1906—08: 725 [Si]; MALFATTI 1881: 95 [Si]; SCUDDER 1891: 584 [Si].

Stenus

Bachofen-Echt 1949: 107; Benick 1943: 101; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 73; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 727; — 1925: 229; Helm 1896: 225; Menge 1856: 23; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 585.

S. (Parastenus) priscus Benick 1943
Benick 1943: 102, Abb. 1 (Habitus).

S. (Tesnus?) inexpectatus Schlüter 1978
Schlüter 1978: *70*, 127, Abb. 44—47 (Habitus, Fühler, Tarsen), Taf. 5, Fig. 1 und Taf. 8, Fig. 5—6 (Habitus). — [F].

Stichoglossa

S. (Ischnoglossa)

Klebs 1910: 241.

Stilicus

(*Rugilus*)

Bachofen-Echt 1949: 107; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 73; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 727; Helm 1896: 225; Klebs 1910: 242; Larsson 1978: 110; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 586.

Sunius

Unsichere Bestimmung: Hope 1836: 139 [Ko].

Tachinus

Bachofen-Echt 1949: 106; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 74; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 722; Klebs 1910: 242; Menge 1856: 23; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 586.

Tachyporus

Bachofen-Echt 1949: 106; Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 74; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 722; Helm 1896: 225; Klebs 1910: 242; Larsson 1978: 109, 110; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 586, 587.
Larve: Larsson 1978: 110.

Trogophloeus

T. (Carpalimus)

Larsson 1978: 110.

Xantholinus

Handlirsch 1906—08: 726; Helm 1896: 225.

Zyras

(*Myrmedonia*)

Handlirsch 1906—08: 722; Menge 1856: 23; Scudder 1885: 801; — 1886: 81; — 1891: 555.

Fam. Telephoridae

Siehe: *Cantharidae.*

Fam. Temnochilidae

Siehe: Ostomidae.

Fam. Tenebrionidae

Bachofen-Echt 1949: 105, *113*; Berendt 1845: 56; Handlirsch 1906—08: 785; — 1925: 240 [Ba, Ko]; Helm 1886: 271; — 1896: 228; Klebs 1889: 53+; Larsson 1965: 141; — 1978: 148; Motschulsky 1856: 25; Williamson 1932: 144.

Unterfamilien

Diaperinae (auch: Diaperidae)

Handlirsch 1906—08: 783; — 1925: 240; Helm 1896: 228; Larsson 1978: 148; Williamson 1932: 144.

Helopinae (auch: Helopidae)

Handlirsch 1906—08: 784; — 1925: 240; Helm 1896: 228; Larsson 1978: 148; Williamson 1932: 144.

Opatrinae (auch: Opatridae)

Handlirsch 1906—08: 783; — 1925: 240; Helm 1896: 228; Larsson 1978: 148.

Pimeliinae (auch: Pimeliidae)

Handlirsch 1906—08: 783; Helm 1896: 228; Larsson 1978: 148; Williamson 1932: 144.

Tenebrioninae

Handlirsch 1925: 240 [Ko].

Gattungen

Bolitophagus

Berendt 1845: 56; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 113; — 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 783; Larsson 1978: 148; Scudder 1885: 791; — 1886: 71; — 1891: 474.

Calcar

Unsichere Bestimmung: Handlirsch 1925: 240 [Ko].

C. inhumatus Hope 1842*)

Hope 1842: Textseite (ohne Seitenzahl), Taf. 89 (Habitus, Maxillarpalpen, Fühler, Tarsen). — [Ko].

*) Gattungszugehörigkeit unsicher.

Helops

Bachofen-Echt 1949: 113; Hope 1836: 140.

Unsichere Bestimmung: Abdullah 1964: 331; Klebs 1910: 242; Larsson 1978: 148.

Hopatrum
(*Opatrum*)

Giebel 1856 b: 181; Handlirsch 1906—08: 783; Larsson 1978: 148; Scudder 1885: 791; — 1886: 71; — 1891: 533.

H. aff. *sabulosum*

Burmeister 1832: 635; Giebel 1856 a: 110; Keferstein 1834: 329.

Hypophloeus

Unsichere Bestimmung: Hope 1836: 140.

Laena

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 113; Klebs 1910: 242; Larsson 1978: 148.

Leichenum
(*Lichenum*)

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 113; Klebs 1910: 242; Larsson 1978: 148.

Opatrum

Siehe: *Hopatrum.*

Palorus

Abdullah 1964: 331; Bachofen-Echt 1949: 113; Klebs 1910: 242; Larsson 1978: 148.

Platycilibe

P. brevis
HILLS 1957: 17 [V]; OKE 1957: 29 [V].

Sepidium

BACHOFEN-ECHT 1949: 113; HANDLIRSCH 1925: 240.

Tribolium

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 242; LARSSON 1978: 148.

Uloma

ABDULLAH 1964: 331; BACHOFEN-ECHT 1949: 113; KLEBS 1910: 242; LARSSON 1978: 148.

Fam. Thorictidae

WILLIAMSON 1932: 143.

Fam. Throscidae

ANDER 1942: 35, 36; BACHOFEN-ECHT 1949: 109; BRUES 1933: 395; KLEBS 1910: 242; LARSSON 1965: 141; — 1978: 154; RODENDORF & PONOMARENKO 1962: 259; WILLIAMSON 1932: 143.

Unterfamilien

Throscogeniinae JABLOKOV-CHNZORJAN 1962
COBOS 1963: 346; JABLOKOV-CHNZORJAN 1962: 81.

Tribus

Palaeothroscini JABLOKOV-CHNZORJAN 1962
COBOS 1963: 347; JABLOKOV-CHNZORJAN 1962: 83.

Throscini
COBOS 1963: 347.

Gattungen

Aulonothroscus

COBOS 1963: 349; LARSSON 1978: 154.

Drapetes

HANDLIRSCH 1925: 237 (Unklar, ob Ba od. Ko oder beides).
Unsichere Bestimmung: KLEBS 1910: 242.

Palaeothroscus JABLOKOV-CHNZORJAN 1962

COBOS 1963: 348; JABLOKOV-CHNZORJAN 1962: 83. — Typusart: *P. sosnovskyi* JABLOKOV-CHNZORJAN 1962.

P. sosnovskyi JABLOKOV-CHNZORJAN 1962
COBOS 1963: 349; JABLOKOV-CHNZORJAN 1962: 83, Abb. 2 a—b (Habitus); LARSSON 1978: 154, Abb. 57 (Habitus nach JABLOKOV-CHNZORJAN 1962).

Throscites JABLOKOV-CHNZORJAN 1962

COBOS 1963: 349; JABLOKOV-CHNZORJAN 1962: 84. — Typusart: *T. tschitscherini* JABLOKOV-CHNZORJAN 1962.

T. tschitscherini JABLOKOV-CHNZORJAN 1962
COBOS 1963: 349; JABLOKOV-CHNZORJAN 1962: 84, Abb. 3 a—b (Habitus); LARSSON 1978: 154.

Throscogenius Jablokov-Chnzorjan 1962

Cobos 1963: 347; Jablokov-Chnzorjan 1962: 81. — Typusart: *T. takhtajani* Jablokov-Chnzorjan 1962.

T. takhtajani Jablokov-Chnzorjan 1962

Jablokov-Chnzorjan 1962: 82, Abb. 1 a, b, v (Habitus, Spitze des Prothorakalvorsprungs); Larsson 1978: 154.

Throscus

Bachofen-Echt 1928 b: 43, Abb. 11 (Habitus); — 1949: 109; Berendt 1845: 48, *56;* Böttger 1867: 64; Cobos 1963: 348; Giebel 1852: 655; — 1856 a: 50; — 1856 b: 180; Handlirsch 1906—08: 749; — 1925: 237; Klebs 1910: 239, 242; Larsson 1978: 154; Motschulsky 1856: 28; Scudder 1885: 797; — 1886: 77; — 1891: 589.

Fam. Trichopterygidae

Siehe: Ptiliidae.

Fam. Trogositidae

Siehe: Ostomidae.

Fam. Trogostidae

Siehe: Ostomidae.

Fam. Xylophilidae

Siehe: Aderidae.

Fam. Zuphiidae

Siehe: Carabidae — Zuphiini.

4. Literatur

Alle Literaturzitate beziehen sich auf Spahr, U. (1981): Bibliographie der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera). — Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B, Nr. 72: 21 S.; Stuttgart. Nachträge hierzu sind im Folgenden angeführt.

Nachträge

Acra, A., Milki, R. & Acra, F. (1972): The occurrence of amber in Lebanon. — L'Association libanaise pour l'Avancement des Sciences. — Quatrième Reunion scientifique 14—16 Décembre 1972. Abstracts: 76—77; Beyrouth/Liban.

Crane, P. R. & Jarzembowski, E. A. (1980): Insect leaf mines from the Palaeocene of southern England. — Journal of natural History, 14: 629—636, 10 Abb.; London.

Crowson, R. A. (1980): On amphipolar distribution patterns in some cool climate groups of Coleoptera. — Entomologia generalis 6/2—4: 281—292, 2 Abb., 6 Karten im Text; Stuttgart & New York.

Durham, J. W. (1957): Amber through the ages. — Pacific Discovery, 10/2: 3—5, 9 Abb.; San Francisco.

Hagen, H. A. (1850): Das Bernsteinland. — Neue preußische Provinzial-Blätter, 10: 75—82 und 120—125; Königsberg.

Heer, O. (1859): Die tertiäre Flora der Schweiz, 3: 1—377, 56 Taf. [101—156], 1 Karte; Winterthur (Wurster & Co.).

Hiura, I. & Miyatake, Y. (1975): Mizunami amber and fossil insects. General remarks on Arthropoda. — Bulletins of the Mizunami Fossil Museum, Nr. 2: 112; Mizunami/

Japan. — Addenda of Nr. 1 (1974). — [Engl. summary von Hiura, J. & Miyatake, Y. (1974)].

Houlbert, C. (1914—1915): La loi de la taille et l'évolution des Coléoptères. — Insecta, **4**: 304—316, 331—336, 347—348, Taf. I—III und **5**: 5—11, 63—68, 128—136, 141—155, Taf. IV—XI; Rennes.

Hurd, P. D. jr. & Smith, R. F. (1957): The meaning of Mexico's amber. — Pacific Discovery, **10**/2: 6—7, 2 Abb.; San Francisco.

Jeannel, R. (1979): Paléontologie et peuplement de la terre. — *In*: Initation à l'Entomologie, **2**: 101 S., 14 Taf. (2. Aufl.); Paris (Boubée & C.).

Ley, W. (1951): Dragons in amber. Further adventures of a romantic naturalist. — VII+328 S., 33 Abb.; New York (Viking Press).

Meunier, F. (1905): Nouvelles recherches sur quelques Diptères et Hyménoptères du copal fossile „dit de Zanzibar". — Revue scientifique du Bourbonnais et du Centre de la France, **18**: 204—216, 1 Taf.; Moulins.

Reineking von Bock, G. (1981): Bernstein. Das Gold der Ostsee. — 185 S., 14+ 299 Abb.; München (Callwey).

Rice, P. C. (1980): Amber. The golden gem of the ages. — X+289 S., 165 Abb., 16 Farbtaf.; New York & London (Van Nostrand Reinhold comp.).

Rodendorf, B. B. & Žerichin, V. V. (1974): Paleontologija i ochrana prirody. — Priroda, **1974**/5: 82—91, 7 Abb.; Moskva.

Sato, M. (1975): Mizunami amber and fossil insects. A Mordellid beetle found in the Mizunami amber. — Bulletins of the Mizunami Fossil Museum, Nr. 2: 115; Mizunami/Japan. — Addenda of Nr. 1 (1974). — [Engl. summary von Sato, M. (1974)].

Schlee, D. (1981): Revisionary notes. — *In*: Hennig, W.: Insect Phylogeny: 82—85; Chichester, New York, Brisbane & Toronto (Wiley & Sons).

Žerichin, V. V. (1980): Klass Insecta. Nasekomye. — *In*: Šimanskij, V. N. & Solovev, A. N. (Red.): Razvitie is smena bespozvonočnych na rubeže mezozoja i kajnozoja. Mšanki, Člemistonogie, Iglokožie: 40—97; Moskva (Nauka). — [Russ.]

5. Index der Gattungen, Untergattungen und höheren Gruppen

A
Abdera 67
Abderina 67
Abraeus 56
Absidia 15
Acalles 37
Acanthocinus 21
Acanthocnemidae 5
Acanthocnemidinae 5
Acanthocnemoides 5
Acicnemis 37
Acmaeodera 14
Acmarthropterus 76
Acritus 56
Acupalpus 16
Adelocera 45
Aderidae 5
Aderus 5
Adrastus 45
Aenictosoma 21
Aeolus 45
Agabus 45
Agatoides 17
Agonum 17
Agrilus 14
Agriotes 46
Airaphilus 35
„*Akulosamphus*" 37
Aleochara 93
Aleocharidae 93
Aleocharinae 93
Allecula 6
Alleculidae 6
Altica 25
Amara 17
Amblyderes 9
Ampedus 46
Ampharthropelma 37
Anaglyptus 21
Anaspidae 70
Anaspidini 70
Anaspis 70
Anchastus 46
Anchinvolvulus 39
Anchomenus 17
Anchorthorrhinus 37
Anisodera 25
Anisotoma 64
Anisotomidae 64
Anisoxya 67
Anobiidae 7
Anobiinae 7
Anobium 7
Anthaxia 14
Antherophagus 34
Anthicidae 9
Anthicus 10
Anthiidae 16
Anthiini 16
Anthobium 93
Anthocomus 67
Anthonomus 37
Anthophagus 94
Anthracus 17
Anthrenus 43
Anthribidae 10

Anthribinae 11
„Anthribites“ 11
Anthribus 11
Apalochrus 67
Apate 12
Aphodidae 88
Aphodinae 88
Aphodius 88
Aphytocerus 24
Apion 37
Apionidae 36
Apioninae 36
Apistus 33
Apristus 17
Archescraptia 89
Archimetrioxena 38
Artematopidae 11
Artematopoidea 4
Arthropterillus 75
Arthropterina 16
Arthropterites 75
Arthropterus 75
Articerus 80
Aseminae 21
Aspidiphoridae 12
Ataenius 88
Atheta 94
Athous 46
Athousiomorphus 46
Atomaria 34
Atomariinae 51
Atopa 43
Atractocerus 66
Attagenus 43
Attalus 67
Attelabidae 12
Attelabus 38
Auchenia 28
Aulonothroscus 99

B
Bacanius 56
Bagous 38
Balaninus 39
Balanobius 39
Balius 17
Barybryaxis 80
Batrisus 81
Bembicidiodes 94
Bembidion 17
Bembidium 17
Berginus 72
Betarmon 46
Bledius 94
Bolitobius 94
Bolitophagus 98
„Bostrichida“ 12
Bostrichidae 57
Bostrichus 12
„Bostriciden“ 12
Bostrychidae 12
Bostrychini 12
„Bostrychodea“ 12
Bostrychus 12
Bothrideres 32
Brachelodes 54
„Brachelytra“ 93
„Brachycephales“ 5
Brachyderinae 36
Bradycellus 17
Brenthidae 13
Brenthus 13
Bruchidae 13
Bruchus 13
Bryaxis 81
Bryocharis 94
„Buprestes“ 13
Buprestidae 13
„Buprestidea“ 13
„Buprestides“ 13
Buprestis 14
Byrrhidae 14
Byrrhoidea 4
Byrrhus 14
Bythinus 81

C
Cacomorphocerus 15
Calandra 38
Calandride 37
Calandrinen 37
Calandrini 37
Calasposoma 26
Calathus 17
Calcar 98
Callida 18
Callidium 21
Calopteron 66
Calitys 74
Cantharidae 15
Cantharinae 15
Cantharis 15
Cantharoidea 4
Car 38
„Carabicinen“ 16
Carabidae 16
Carabinae 16
„Carabiques“ 16
„Caraboidea“ 16
Carabus 18
Carcinops 56
Cardiophorus 46
Carida 67
Carpalimus 97
Carphoborites 57
Carpophilus 72
Cassida 25
Cassidae 25
Cassidinae 25
Cateretes 73
Catops 92
Cenocephalus 79
Ceocephalus 13
Cephennium 90
Cerallus 69
„Cerambicinen“ 21
Cerambix 21
Cerambycidae 21
Cerambycinae 21
Cerambycoidea 4
Cerambyx 22
Cerapterites 77
Cerapterus 77
Cercyon 56
Cerophytidae 24
Cerylonidae 32
Ceryloninae 32
Cetoniidae 25
Cetoniinae 88
Ceuthorrhynchus 38
Chalepus 25
Charphoborites 57
Chiasognathinae 65
Chlaenius 18
Choerorrhinus 38
Cholevinae 92
Chrysomela 26
Chrysomelidae 25
Chrysomelinae 25
Cicindela 29
Cicindelidae 28
Cicindelinae 16
Cicones 33
Ciidae 29
Cioidae 29
Circaeidae 29
Circaeus 29
Cis 30
Cisidae 29
Cistela 6
Cistelidae 6
Clambidae 30
Clambus 30
Clavicornia 4
Clavigeridae 80
Clavigerinae 80
Cleonis 39
Cleonus 39
Cleridae 30
Clerinae 30
Cleroidea 4
Clerus 30
Clidicus 90
Clivina 18

Clytrinae 25
Clytus 22
Coccinella 32
Coccinellidae 32
Coccinellinae 32
Coelopterus 32
Coelostethus 7
Coenocara 7
Colaspis 26
Colasposoma 26
Colaulon 46
Collyris 29
Colon 92
Colotes 67
Colydiidae 32
Colydiinae 32
Colydium 33
Compsochilus 96
Conosoma 94
Conurus 94
Corticaria 64
Corylophidae 33
Corylophus 33
Corymbites 46
Corynetes 31
Corynetinae 30
Cossonidae 37
Cossoninae 37
Cossonini 37
Coxelus 33
Crepidodera 26
Crichtonia 8
Criocerina 26
Criocerinae 25
Crioceris 26
Crioraphes 46
Crossotarsus 79
Crowsonium 72
Cryphalites 57
Cryphalus 57
Cryptarcha 73
Cryptobium 94
Cryptocephalidae 25
Cryptocephalinae 25
Cryptocephalus 26
Cryptodiodon 90
Cryptohypnus 46
Cryptophagidae 34
Cryptophaginae 34
Cryptophagus 34
Cryptophilus 51
Cryptorama 8
Cryptorhopalum 43
Cryptorrhynchinae 37
Cryptorrhynchus 39
Ctenicerus 47
Cteniopus 6
Ctenistodes 81
Cucujidae 34
Cucujinae 34
Cucujus 35
Cupedidae 35
Cupes 35
Cupidae 35
Cupididae 35
Cupoides 36
Curculio 39
Curculionidae 36
Curculionidea 4
Curculioninae 37
Cyllodes 73
Cymbalizon 82
Cymindis 18
Cymindoides 18
Cypha 94
Cyphon 54
Cyphonidae 53
Cyphoninae 53
Cyphonini 54
Cyphonogenius 54
Cyrtoscydmus 90

D
Dacne 51
Dantiscanus 82
Dascillidae 43
Dascillus 43
Dasytes 69
Dasytidae 69
„*Dasytina*“ 69
Dasytinae 69
Dendrobium 7
Denticollis 47
Dermestes 44
Dermestidae 43
Dermestoidea 4
Desimia 82
Deuterotyrus 82
Diaperidae 98
Diaperinae 98
Diaraphes 47
Dictyoptera 66
Diodesma 33
Diplocoelus 51
Dipropus 47
Dircaea 68
Dirhagus 52
Doliopygus 79
Donacia 26
Dorcadion 22
Dorcadionoides 22
„*Dorcas*“ 65
Dorcaschema 22
Dorcasoides 65
Dorcatoma 8
Dorytomus 39
Drapetes 99
Drasterius 47
Dromaeolus 52
Dromius 18
Dryocoetes 57
Dryophilus 8
Dryophthorus 39
Dryopidae 44
Dyschiriomimus 19
Dyschirius 19
Dytiscidae 44
Dytiscinae 44

E
Ebaeus 67
Ectamenogonus 48
Elater 47
Elateridae 45
Elateroidea 4
Elatron 48
Electrapate 50
Electrapatini 14
Electrapatidae 50
Electrapion 38
Electribius 11
Electrolema 27
Electropogon 11
Electropogonini 11
Electroscydmaenus 90
Electrotribus 39
Emphylus 34
Endomia 10
Endomychidae 50
Endophloeus 33
Engis 51
Enicmus 64
Enoptostomus 82
Eopaussina 75
Eopaussus 77
Epuraea 73
Erirhinoides 39
Erirrhinus 39
Ernobius 8
Erotylidae 51
Erotylinae 51
Erotylus 52
Eubriidae 43
Eubriinae 43
Eucinetoidea 4
Eucnemidae 52
Eucneminae 52
Eucnemis 52
Eucnemitae 52
Euconnus 90
Eucrada 8
Euglenes 6
Euglenidae 5

Eumicrus 92
Eumolpus 27
Eumorphus 50
Eupines 82
Euplectus 82
Eupsinoides 82
Europs 35
Eurydactylus 58, 62
Eurygenius 10
Eusphalerum 94
Eustrophus 68
Euthia 91

F

Faronus 83

G

Galerita 19
Galeruca 27
Galerucella 27
Galerucinae 25
Gastrallus 8
Georyssidae 53
„*Glessaria*" 44, 45
Glipostena 70
Glischrochilus 73
Globicornis 44
Glyphonyx 48
Gonodera 6
Gracilia 22
Grammoptera 22
Greys 83
Grynocharis 74
Gyrinidae 53
Gyrinoides 53
Gyrinus 53
Gyrophaena 94

H

Hadroscelus 27
Haemonia 27
Hagnometopias 83
Hallomenus 68
Haltica 27
Halticidae 25
Halticinae 25
Halticini 25
Haplocnemus 69
Harpalinae 16
Harpalus 19
Hectarthrum 35
Hedobia 8
Helluo 19
Helluomorpha 19
Helodes 54
Helodidae 53, 56
Helodinae 53
Helodopsini 54
Helodopsis 55
Helopidae 98
Helopinae 98
Helops 98
Helotidae 55
Hetereuplectus 83
Hetereuthia 91
Heteroceridae 56
Heteromera 4
Heuretus 91
Hispa 27
Hispidae 25
Hispinae 25
Hister 56
Histeridae 56
Histeroidea 4
Holoparamecus 64
Holopleurus 48
Homalium 94
Homalota 94
Hopatrum 98
Hoplia 88
Hydaticus 45
„Hydrocantharides" 5
Hydrocyphon 55
Hydrophilidae 56
Hydrophiloidea 4
Hydrophilus 56
Hylaia 50
Hylastes 58
Hylastites 58
Hylecoetus 66
Hylescierites 58
Hylesininae 57
Hylesinites 58
Hylesinus 58
Hylobius 39
Hylophilidae 5
Hylophilus 5
Hylurgops 59
Hylurgus 59
Hymenalia 6
Hymenorus 6
Hypera 39
Hyphydrus 45
Hypnoidus 48
Hypocoelus 52
Hypocyptus 94
Hypophloeus 98
Hypulus 68

I

Ibidion 22
Idolus 48
Inclusus 27
Involvulus 39
Ipelates 92
Ipidae 12, *57*
Ipinae 57
Ips De Geer 44, *59*
Ips Fabr. 73
Ips Olivier 87
Isalcidodes 40
Ischnoglossa 97
Isomira 6

L

Laccophilus 45
Laena 98
Lagarus 20
Lagria 63
Lagriidae 62
Lamellicornia 4
Lamia 22
Lamiinae 21
Lamprosoma 27
Lampyridae 63
Lampyrinae 63
Lampyris 63
Lasioderma 8
Lathridiidae 63
Lathridiinae 63
Lathridius 64
Lathrobium 94
Lebia 19
Lebina 19
Leichenum 98
Leiestes 50
Leiodes 64
Leiodidae 64
Lema 27
Leptacinus 95
Leptura 23
Lepturinae 21
Leptusa 95
Lichenum 98
Liesthes 50
Limnichidae 64
Limnichus 14
Limonius 48
Liodes 64
Liodidae 64
Liodinae 64
Lissodema 86
Litargus 72
Lixus 40
„Longicornia" 21
Lophocateres 74
Lucanidae 64
Luciola 63
Ludius 48
Luperus 27
Lycidae 65
Lycinae 65

Lycoperdina 50
Lyctidae 12
Lyctinae 12
Lyctus 13
Lycus 66
Lygistopterus 66
Lymexyloidea 4
Lymexylon 66
Lymexylonidae 66
Lytta 68

M

Macratria 10
Magdalis 40
Malachiidae 67
Malachiinae 69
Malachius 67
Malacodermata 4
Malchinus 15
Malthinus 15
Malthodes 16
Mastigus 91
Mastogenius 14
Mecinus 40
Mecynocanthus 48
Medon 95
Megacephala 29
Megalocera 63
Megalopaussus 77
Megapenthes 49
Melandrya 68
Melandryidae 67
Melanophthalma 64
Melanoxanthus 49
Melasidae 52
Melasoma 28
Meloe 68
Meloidae 68
Melolonthinae 88
Melyridae 69
Melyrinae 69
Melyris 69
„*Meristos*“ 40
Mesites 40
Mesocoelopus 8
Mesothes 9
Metabletus 19
Micrambe 34
Microcara 55
Microcarini 54
Microjulistus 69
Micromalthidae 69
Micromalthus 69
Micropeplus 95
Microptilium 85
Microrhagus 52
Mionelater 49
Mitosoma 79
Molorchus 23
Monolepta 28
Monomma 70
Monommidae 70
Monyx 83
Mordella 71
Mordellidae 70
Mordellina 71
Mordellinae 70
Mordellistena 71
Mordellistenoda 71
Murmidius 33
Mycetaea 50
Mycetaeidae 50
Mycetaeinae 50
Mycetina 50
Mycetochara 6
Mycetocharoides 7
Mycetophagidae 71
Mycetophagus 72
Mycetoporus 95
Mycteridae 72
Myelophilites 59
Myelophilus 59
Myodites 86
Myrmedonia 97

N

Nanophyes 40
Nausibius 35
Nebria 20
Necrobia 31
Necrobinus 31
Necrodryophthorus 40
Necydalis 23
Nemadus 92
Nematodes 52
Nemonychidae 37
Neopolypria 72
Neotrichophorus 49
Neuraphes 91
Nganasania 34
Nicobium 9
Niptus 85
Nitidula 73
Nitidulidae 72
Nodostoma 28
Nomaretus 20
Notaris 40
Nothorrhina 23
„*Notoxida*“ 10
Notoxinae 9
Notoxus 10
Nugaculus 83
Nugator 83

O

Obrium 23
Ochrosis 28
Ochthenomus 10
Octamenogonoides 48
Odontochila 29
Odontonyx 17
Odontota 25
Oedemera 74
Oedemeridae 73
Olibrus 78
Oligomerus 9
Oligota 95
Olophrum 95
Omalium 95
Omias 40
Omosiphora 73
Omositoidea 73
Opatridae 98
Opatrinae 98
Opatrum 98
Ophonus 19
Opilo 31
Opilus 31
Oposispa 28
Oposispini 25
Orchesia 68
Orectochilus 53
Oripa 15
Orphinus 44
Orthoperidae 74
Orthoraphes 49
Osorius 95
Osphya 68
Ostoma 74
Ostomidae 74
Otiorrhynchinae 37
Otiorrhynchus 40
Oxycorynidae 37
Oxycoryninae 37
Oxypoda 95
Oxyporus 95
Oxytelinae 93
Oxytelus 95

P

Pachnephorus 28
Pachyta 23
Paederinae 93
Paederus 96
Palaeoasemum 23
Palaeodrosus 41
Palaeognathus 65
Palaeolobrathium 95
Palaeomastigus 91
Palaeopsenius 96
Palaeopyrochroa 86
Palaeoriohelmis 44
Palaeoscraptia 89
Palaeothia 91

Palaeothroscini 99
Palaeothroscus 99
Palaminus 96
Paleopissodes 40
Palorus 98
Palpicornia 4
Pammiges 83
Pantobatrisus 84
Paonaupactus 40
Parabryaxis 84
Paracyptus 96
Paralimonius 48
Pareustolus 41
Parmenops 23
Parnidae 44
Passandra 35
Passandridae 35
Passandrinae 35
Paussidae 75
Paussinae 75
Paussoides 77
Paussus 77
Pedilidae 9
Pedilinae 9
Pedilus 10
Pelecotoma 87
Peltidae 74
Peltinae 74
Peltis 74
Periommatus 79
Petalium 9
Phaenops 14
Phalacridae 78
Phalacrus 78
Pharoscymnus 32
Pharus 32
Pheletes 49
Philonthus 96
Phlegon 52
Phloeocharis 96
Phloeophthorus 59
Phloeosinites 59
Phloeosinus 60
Phloeotrya 68
Phyllobaeninae 30
Phyllobius 41
Phymaphoroides 51
Phytonomus 41
Piazurus 41
Pimeliidae 98
Pimelinae 98
Pinitoides 4
Pissodes 41
Plagiocyphon 55
Plagioraphes 49
Planetes 20
Planeustomus 96
Platisus 35
Platycerus 65
Platycilibe 99
Platydactylus 60
Platynaspis 32
Platynus 17
Platypodidae 78
Platypodinae 79
Platyprosopus 96
Platypus 79
Platysoma 56
Platysus 35
Pleuarthropterus 77
Pleuropterus 78
Poecilonota 14
Pogonocherus 24
Pogonostoma 29
Polyderis 20
Polydrosus 41
Polygraphus 60
Polystichus 20
Porthmidius 49
Premnobius 60
Pria 73
Priacma 36
Prionocyphon 55
Prionopus 41
Procraerus 49
Profidia 28
Prospinoza 31
Protanisodera 28
Protartematopus 12
Proteininae 93
Protocerapterus 78
Protomacratria 10
Protonaupactus 41
Protoscalidion 20
Pselaphidae 80
Pselaphinae 80
Pselaphus 84
Pseudaplatopterus 66
Pseudoceocephalus 13
Pseudocolaspis 28
Pseudodactylus 43
Pseudolesteua 96
Pseudolesteva 96
Pseudomecorhis 11
Pseudostyphlus 42
Pseudotriphyllus 72
Psilothrix 69
Psoidae 12
Psoinae 12
Ptenidium 85
Pterostichus 20
Ptiliidae 85
Ptilinus 9
Ptilodactylidae 85
Ptilodactyloides 85
Ptinella 85
Ptinidae 85
Ptininae 85
Ptinus 86
Ptochus 42
Ptomaphagus 92
Pyrochroa 86
Pyrochroidae 86
Pythidae 86

Q
Quedius 96

R
Revelieria 64
Rhadine 9
Rhagonycha 16
Rhantus 45
Rhinomacerini 37
Rhinoncus 42
Rhinosimus 86
Rhipidius 87
Rhipiphoridae 86
Rhipiphorinae 86
Rhipiphorus 87
Rhizopertha 13
Rhizophagidae 87
Rhizophagus 87
Rhopalocerus 33
Rhynchites 42
Rhynchitinae 37
Rhynchophora 4
Rhyncolus 42
Rhysodidae 87
Rhyssemus 88
Rugilus 97

S
Salpingidae 86
Salpingus 86
Saperda 24
Saprosites 88
Scaphidiidae 87
Scaphidium 88
Scaphosoma 88
Scarabaeidae 88
Scarabaeinae 88
Scarabaeoidea 4
Scarabaeus 89
Scirtes 55
Scolytidae 57
Scolytinae 57
Scopaeus 96
Scraptia 89
Scraptiidae 89
Scydmaenidae 90
Scydmaenoides 91
Scydmaenus 92
Scymnus 32

Scyrtes 55
Semnodioceras 92
Sepedophilus 96
Sepidium 99
Serica 89
Sericus 49
Serropalpidae 67
Serropalpus 68
Silaria 70
Silesis 49
Silis 16
Silphidae 92
Silphinae 92
Silvanus 35
Sitona 42
Sitones 42
Sora 63
Sphaeridium 56
Sphaeriidae 93
Sphaeridiinae 56
Spondylis 24
Staphylinidae 93
Staphyliniformia 4
Staphylininae 93
Staphylinoidea 4
Staphylinus 96
Statira 63
Statirinae 62
„Sténélytres“ 5
Stenichnus 92
Stenocorus 24
Stenus 97
Stephanoderes 57
Stereocoryne 42
„*Sternopes*“ 49
Sternoxia 5
Steropes 10
Stichoglossa 97
Stichtoptychus 9
Stigmatium 31
Stilicus 97
Strangalia 24
Strongylus 73
Succinacalles 42
Succinimontia 64
Sucinagonia 28
Sunius 97
Sylvanus 35
Symbiotes 51
Synaptus 49
Syncalypta 15
Synchita 33
Synommatodes 42
Synommatus 42
Systenocerus 65

T
Tachinus 97
Tachyporinae 93
Tachyporus 97
Taphramites 61
Taphrorychus 61
Tarsitachys 20
Tarsostenus 31
„Taticornes“ 5
„Taxicornier“ 5
Telephoridae 15
Telephorinae 15
Telephorus 15
Telmatophilus 34
Temnochila 74
Temnochilidae 74
Temnodera 84
Tenebrionidae 97
Tenebrioninae 98
Tenebroides 74
Teredilia 5
Tetracha 29
Tetraraphes 49
Tetropium 24
Thanasimus 31
Theca 9
Thorictidae 99
Throscidae 99
Throscini 99
Throscites 99
Throscogeniinae 99
Throscogenius 100
Throscus 100
Thryogenosoma 42
Thylacites 42
Thyrini 80
Tillinae 30
Tillus 31
Tmesiphoroides 84
Tomicidae 57
Tomicus 61
Tomoderus 10
„Tracheliden“ 5
Trachyphloeus 43
Trechoides 20
Trechus 21
Tribolium 99
Trichodes 31
Trichophorus 49
Trichopseniinae 93
Trichopterygidae 85
Trimium 84
Trinodes 44
Triphyllus 72
Tritoma 52
Trochoideus 51
Trogodendron 31
Trogophloeus 97
Trogosita 74
Trogositidae 74
Tropideres 11
Trotomma 89
Trox 89
Trycherus 51
Trypodendron 61
Tychinini 37
Tychinide 37
Tychus 84
Typhaea 72
Tyrus 84

U
Uloma 99

V
Vatellini 45

X
Xantholinus 97
Xestobium 9
Xestocoryphus 13
Xyleborites 61
Xyleborus 61
Xylechinites 62
Xylechinus 62
Xyletinus 9
Xylobius 52
Xylolaemus 33
„Xylophaga“ 5
Xylophilidae 5
Xylophilus 5
„Xylotrogen“ 5

Z
Zeugophora 28
Zuphiidae 16
Zuphiini 16
Zygia 69
Zygops 43
Zyras 97

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 81	11 S.	Stuttgart, 15. 12. 1981

SMITHSONIAN
MAY 10 1983
LIBRARIES

Zur systematischen Stellung von *Ammonites subfurcatus* ZIETEN und deren Bedeutung für die *subfurcatum*-Zone (Bajocium, Mittl. Jura)

On the systematic position of *Ammonites subfurcatus* ZIETEN and its significance for the *subfurcatum* Zone (Bajocian, Middle Jurassic)

Von Gerd Dietl, Ludwigsburg

Mit 1 Tafel

Summary

In this paper a new lectotype of *Ammonites subfurcatus* Zieten is designated. On the base of this lectotype *Ammonites subfurcatus* Zieten cannot be interpreted furthermore as a species of the genus *Strenoceras.* It is rather a representative of the genus *Garantiana* of the *garantiana* Zone. Therefore the old *subfurcatum* Zone is replaced by the *niortense* Zone. In this context the stratigraphic distribution and the synonymy of the new index-species *Strenoceras niortense* is discussed more in detail.

Zusammenfassung

In vorliegender Arbeit wird ein neuer Lectotypus zu *Ammonites subfurcatus* Zieten festgelegt. Auf der Basis dieses Lectotypus kann *Ammonites subfurcatus* Zieten nicht mehr länger als eine Art der Gattung *Strenoceras* angesehen werden. Er stellt vielmehr eine Art der Gattung *Garantiana* aus der *garantiana*-Zone dar. Die alte *subfurcatum*-Zone wird deshalb durch die *niortense*-Zone ersetzt. In diesem Zusammenhang wird etwas näher auf die stratigraphische Verbreitung und die Synonymie der neuen Indexart *Strenoceras niortense* eingegangen.

Einleitung

Bei der Neubearbeitung der Ammonitengattung *Strenoceras* aus dem südwestdeutschen Mittel-Dogger zeigte sich, daß die bisherige systematische Zuordnung von *Ammonites subfurcatus* Zieten problematisch ist. Eine Neuzuordnung wurde nötig, was Auswirkungen auf die bisherige *subfurcatum*-Zone hat. Wegen der Bedeutung für das System der Standard-Zonen wird dieses Thema aus dem Rahmen der geplanten Monographie herausgenommen und hier gesondert dargestellt.

Dank

Mein besonderer Dank gilt den Herren Dr. G. Bloos, Ludwigsburg, Prof. Dr. H. Rieber, Zürich, Prof. Dr. J. Wiedmann, Tübingen, und Prof. Dr. B. Ziegler, Stuttgart, mit denen ausführlich diskutiert werden konnte. Ebenfalls gedankt sei Herrn H. Haehl, Stuttgart, für die Anfertigung der Fotos und Herrn Dr. H. Wermuth, Ludwigsburg, für Ratschläge zur zoologischen Nomenklatur.

Zur systematischen Stellung von *Ammonites subfurcatus* ZIETEN

Von Zieten (1830) legte der Art *Ammonites subfurcatus* zwei Exemplare (v. Zieten 1830: Taf. 7, Fig. 6a, b u. 6c) zugrunde und belegte diese mit dem ursprünglich von v. Schlotheim auf einem Sammlungsetikett vermerkten Namen *Ammonites subfurcatus.* Diesen Namen erhielt v. Zieten in einer schriftlichen Mitteilung von Graf v. Münster (v. Zieten 1830: 10). Graf v. Münster hatte offensichtlich die v. Zieten'schen Originale oder deren zeichnerische Darstellung noch vor ihrer Veröffentlichung gesehen und diese mit ihm bekannten ähnlichen Exemplaren aus der Sammlung v. Schlotheim verglichen, die den oben genannten Namen auf einem Etikett trugen. Aus der Beschreibung v. Zietens (1830: 10) geht nicht hervor, daß er die Exemplare aus der Sammlung v. Schlotheim selbst gesehen hat.

Gelegentlich wird in älterer Literatur (z. B. Arkell 1956) v. Schlotheim als Art-Autor von *Ammonites subfurcatus* angegeben. Entsprechend den Internationalen Regeln der Zoologischen Nomenklatur (IRZN) ist aber v. Zieten (1830) der Art-Autor, da dieser zum ersten Mal den Namen *Ammonites subfurcatus* publiziert und Abbildungen und eine Beschreibung der Art gegeben hat.

Die von v. Zieten (1830: Taf. 7, Fig. 6a, b, c) unter dem Artnamen *Ammonites subfurcatus* veröffentlichten Abbildungen lassen auf zwei stark voneinander abweichende Formen schließen. Während in den Abbildungen Fig. 6a, b sicher ein und dasselbe Exemplar dargestellt ist, gehört der danebenstehende schematische Windungsquerschnitt (Fig. 6c) zu einem anderen Stück, das nach heutiger Gattungsauffassung auch zu einer anderen Gattung gehört. Fig. 6a, b stellt trotz gewisser Ungenauigkeiten bei der zeichnerischen Wiedergabe eine typische *Garantiana* der *garantiana*-Zone dar. In Fig. 6c ist dagegen der Windungsquerschnitt eines *Strenoceras* dargestellt. Die sehr kurze Artbeschreibung v. Zietens (1830: 10) läßt eher auf *Strenoceras* schließen. Bei der damaligen großzügigen Artauffassung ist eine solche Zusammenfassung zweier stärker voneinander abweichender, aber doch nahe verwandter Formen durchaus nichts Ungewöhnliches.

Der Windungsquerschnitt (v. Zieten 1830: Taf. 7, Fig. 6c) und die Beschreibung (v. Zieten 1830: 10) veranlaßten wohl Mascke (1907: 30) *Ammonites subfurcatus* erstmals zu der von Hyatt (1900) aufgestellten Gattung *Strenoceras* zu stellen. Ihm folgten u. a. Fallot & Blanchet (1923) und Bentz (1928). Bentz (1928) beschäftigte sich dann erstmals genauer mit *Ammonites subfurcatus.* So entdeckte er in der Sammlung v. Schlotheim die zwei Ammoniten mit dem Sammlungsetikett-Namen *Ammonites subfurcatus* wieder, über die schon Graf v. Münster an v. Zieten berichtete. Da wahrscheinlich schon zu Zeiten von Bentz die Typen zu v. Zieten (1830: Taf. 7, Fig. 6a, b, c) verschollen waren, stellte Bentz (1928) in seiner Monographie die beiden v. Schlotheim'schen Exemplare als typische Beispiele von Vertretern der Art *Ammonites subfurcatus* dar. Beide

Exemplare sind, wie BENTZ (1928) richtig feststellte, typische Strenoceraten. Seit diesem Zeitpunkt wird die Art *Ammonites subfurcatus* ZIETEN ausschließlich zu dieser Gattung gestellt. Wohl in der Annahme, daß die beiden aus der Sammlung v. SCHLOTHEIM stammenden und von BENTZ (1928: Taf. 14, Fig. 1, 2a, b) abgebildeten Exemplare Syntypen zu *Ammonites subfurcatus* ZIETEN seien, hat ARKELL (1956: Taf. 35, Fig. 6) das Stück zu Taf. 14, Fig. 1 (BENTZ 1928) zum Lectotypus der oben genannten Art erklärt. Nach den IRZN (Artikel 73 i) müßten zwar die Exemplare der Sammlung v. SCHLOTHEIM v. ZIETEN als Originale nicht vorgelegen haben, aber sie müßten zumindest „Grundlage für früher veröffentlichte Beschreibungen oder Abbildungen“ gewesen sein, auf die der Autor „ganz oder teilweise sein Taxon“ gründen konnte. Die v. SCHLOTHEIM'schen Exemplare haben aber weder, wie schon weiter oben dargelegt, dem Autor v. ZIETEN als Originale vorgelegen, noch wurden sie vor dem Erscheinen der v. ZIETEN'schen Abhandlung in irgend einer Arbeit beschrieben oder abgebildet. Somit sind sie keine Syntypen im Sinne der IRZN, und damit ist die Festlegung des Exemplars aus der Sammlung v. SCHLOTHEIM (abgebildet von BENTZ 1928: Taf. 14, Fig. 1) als Lectotypus der Art *Ammonites subfurcatus* durch ARKELL (1956) ungültig (vgl. Artikel 74 i der IRZN).

Als Typen (bzw. Syntypen) der Art *Ammonites subfurcatus* bleiben somit nur die beiden Exemplare, die den Abbildungen v. ZIETENS (1830) zugrunde gelegen haben. Da diese, wie schon erwähnt, verschollen sind, bleiben zur Interpretation der Art *Ammonites subfurcatus* nur die Abbildungen und die dazu gehörende Beschreibung, Nun läßt sich weder aus der Beschreibung v. ZIETENS noch aus seiner Querschnittszeichnung von Taf. 7, Fig. 6c auf eine bestimmte Art schließen. Lediglich Taf. 7, Fig. 6a, b bietet genügend Anhaltspunkte für eine Artbestimmung.

Da das der Abbbildung Taf. 7, Fig. 6a, b (v. ZIETEN 1830) zugrunde gelegene Exemplar nicht mit Sicherheit als verloren oder zerstört bezeichnet werden kann, sollte man von der Aufstellung eines Neotypus absehen.

Den Figuren 6a, b in Taf. 7 (v. ZIETEN 1830) scheint aufgrund der Art der zeichnerischen Darstellung nur ein einziges Exemplar zugrunde gelegen zu haben, d. h. es handelt sich nicht um eine Rekonstruktion aus mehreren schlecht oder partiell erhaltenen Stücken, wie dies zum Beispiel bei D'ORBIGNY (1842—51) der Fall sein kann. Dieses Exemplar wird hier als Lectotypus zu *Ammonites subfurcatus* ZIETEN festgelegt. Trotz leichter Verzeichnungen, z. B. die unregelmäßigen Rippenabstände, ergeben sich bei dem Exemplar von Taf. 7, Fig. 6a, b starke Ähnlichkeiten zu *Garantiana* (*Pseudogarantiana*) *dichotoma nodosa* BENTZ (vgl. BENTZ 1928: Taf. 19; in vorliegender Arbeit mit Taf. 1, Fig. 1 u. 2). Diese Form könnte damit ein jüngeres subjektives Synonym zu *Ammonites subfurcatus* ZIETEN sein. Für den endgültigen Beweis fehlen aber einige wichtige Informationen. So geht aus der Abbildung von Taf. 7, Fig. 6a, b (v. ZIETEN 1830) nicht hervor, ob das Stück ausgewachsen ist oder nicht. Wäre das Exemplar nämlich nicht ausgewachsen, so bestünde immerhin die Möglichkeit, daß es sich bei *Ammonites subfurcatus* um die Innenwindungen einer makroconchen *Garantiana* handeln könnte. Die Mehrzahl der Merkmale spricht aber doch für eine mikroconche *Garantiana* (Untergattung *Pseudogarantiana*), weshalb der Verfasser *Ammonites subfurcatus* als *Garantiana* (?*Pseudogarantiana*) *subfurcata* ZIETEN interpretiert. Auf keinen Fall kann das Exemplar von Taf. 7, Fig. 6a, b (v. ZIETEN 1830) zur

Gattung *Strenoceras* gestellt werden. *Strenoceras* hat etwas weniger dicht stehende Umbilicalrippen und wesentlich weniger Gabelrippen. Außerdem fehlt bei dem v. ZIETEN'schen Exemplar der für *Strenoceras* typische kräftige Knoten am Spaltpunkt der Rippen. Auch im Windungsquerschnitt bestehen auffallende Unterschiede. So ist bei *Pseudogarantiana* im Bereich der marginalen Kante die Flanke gerundet und nicht abgeflacht wie bei *Strenoceras*.

Der Zuordnung des v. ZIETEN'schen Exemplars von Taf. 7, Fig. 6a, b zu *Garantiana* (?*Pseudogarantiana*) widersprechen auch nicht die auf den ersten Blick unsinnig erscheinenden Angaben hinsichtlich Fundort und Fundschicht durch v. ZIETEN (1830: 10). VON ZIETEN (1830: 10) gab als Fundschicht „Lias-Schiefer" an; hierunter verstand man indes damals auch tonige Schichten des Doggers. Für einen tonigen Horizont als Fundschicht spricht zusätzlich die Angabe v. ZIETENS (1830: 10), daß seine Exemplare in Pyrit erhalten seien. Der angegebene Fundort „Jebenhausen bei Göppingen" (v. ZIETEN 1830) entspricht zwar nicht dem bekannten Ausstreichen von in Frage kommenden tonigen Horizonten des Doggers, aber hier verwechselte v. ZIETEN wohl tonige Schichten des Lias (z. B. den Schwarzjura beta) mit solchen des Braunen Juras. Solche Orts- und Schichtverwechslungen sind bei v. ZIETEN (1830) nichts Ungewöhnliches. Im Falle von *Ammonites subfurcatus* dürfte mit der Fundortangabe Jebenhausen wahrscheinlich die nicht weit entfernt gelegene Gegend um Bad Boll gemeint sein, wo in Bachanrissen des Teufellochs die als Fundschicht in Frage kommenden Hamiten-Tone noch heute anstehen. Aus dem höheren Teil dieser Schicht (*garantiana*-Zone) beschreiben BUCK, HAHN & SCHÄDEL (1966) pyritisierte Exemplare von Pseudogarantianen, und zwar vom nur wenige Kilometer entfernt gelegenen Ort Glems.

Aus dem Hamiten-Ton von Eningen u. Achalm hat schon QUENSTEDT (1886/87: Taf. 70, Fig. 3) einen Ammoniten abgebildet, der dem v. ZIETEN'schen Exemplar von Taf. 7, Fig. 6a, b sehr nahe kommt (vgl. auf Taf. 1 Fig. 1 mit Fig. 3). Diese Ähnlichkeit hat auch QUENSTEDT (1886/87) selbst gesehen und daher in seiner Abbildungserläuterung zu Taf. 70, Fig. 3 wie folgt geschrieben: *„Ammonites bifurcatus* pag. 574, verkiest, daher *subfurcatus* ZIET." KRIMMEL (1886: 30) ist der gleichen Meinung und gibt ebenfalls *Ammonites subfurcatus* aus dem Hamiten-Ton von Eningen u. Achalm an, und zwar aus einem Niveau über *Garantiana* (*Garantiana*) *baculata*, das nach BUCK, HAHN & SCHÄDEL (1966) dort zur *garantiana*-Zone gehört. Es dürfte also sicher sein, daß *Ammonites subfurcatus* ZIETEN in der hier gegebenen Interpretation aus dem Hamiten-Ton der Mittleren Schwäbischen Alb stammt, und zwar aus dem Bereich der *garantiana*-Zone.

In ganz anderer Erhaltung liegen die Exemplare aus der Sammlung v. SCHLOTHEIMS vor, auf die sich BENTZ (1928) und ARKELL (1956) bei der Darstellung von *„Strenoceras subfurcatum"* gestützt haben. Sie stammen aus den eisenoolithischen Kalkmergeln der Subfurcatus-Schichten von Franken, die zur bisherigen *subfurcatum*-Zone gehören. Nach BENTZ (1928) gibt v. SCHLOTHEIM als Fundort dieser Stücke Auerbach/Obermainkreis an. Die Stücke aus der Sammlung v. SCHLOTHEIM wurden während des 2. Weltkrieges in Berlin zerstört.

Zur Neubenennung der *subfurcatum*-Zone

Die von Arkell (1956) als Standard-Zone eingeführte *subfurcatum*-Zone geht auf Terquem & Jourdy (1869) zurück. Ihr namengebendes Indexfossil ist *Ammonites subfurcatus* Zieten, der in der jüngeren Literatur entsprechend der Interpretation von Mascke (1907), Bentz (1928) und Arkell (1956) ausschließlich als ein Vertreter der Gattung *Strenoceras* aufgefaßt wird. Da man aufgrund der Darlegungen im vorangegangenen Kapitel nun davon ausgehen muß, daß *Ammonites subfurcatus* Zieten eine *Garantiana* der *garantiana*-Zone ist, kann der Name *subfurcatum*-Zone nicht beibehalten werden. Denn es ist nicht möglich, eine Zone nach einem Fossil zu benennen, das in diesem stratigraphischen Bereich gar nicht vorkommt. Ein ähnlicher Fall findet sich bei Parsons (1974), der für die alte *sowerbyi*-Zone die Zone der *Witchellia laeviuscula* (Haug 1894) herangezogen hat.

Für die alte *subfurcatum*-Zone muß also eine neue Indexart und damit auch ein neuer Zonenname eingeführt werden. Hier sollte man nach einer Lösung suchen, die sowohl praktische als auch historische Gesichtspunkte berücksichtigt. Dies bedeutet im Fall der neu zu wählenden Indexart, daß man unbedingt innerhalb der Leitgattung *Strenoceras* nach einer neuen Zonenleitart suchen sollte. Eine naheliegende Möglichkeit wäre es, bei dem von den meisten jüngeren Autoren als Leitfossil akzeptierten bisherigen „*Strenoceras subfurcatum*“ sensu Bentz (1928) und Arkell (1956) zu bleiben. Leider läßt sich aber das von Bentz (1928: Taf. 14, Fig. 1) abgebildete Exemplar nicht genau bestimmen, da weder aus der Abbildung noch aus der Beschreibung hervorgeht, ob es ausgewachsen ist oder nicht. So läßt sich dieses Exemplar nach eigenen Untersuchungen nur mit Vorbehalt als *Strenoceras* cf. *oolithicum* (nach *Ammonites bifurcatus oolithicus* Quenstedt 1886/87: Taf. 70, Fig. 1; hier als Lectotypus festgelegt) bestimmen. Auch über die Externseite des aus der Sammlung v. Schlotheim stammenden und von Bentz (1928) abgebildeten Exemplars weiß man nichts. Auf keinen Fall kann man die Externseite des anderen Exemplars aus der Sammlung v. Schlotheim (abgebildet bei Bentz 1928: Taf. 14, Fig. 2b) für die Bestimmung heranziehen, wie dies z. B. Arkell (1956) getan hat. Dieses zweite Exemplar aus der Sammlung v. Schlotheim stellt nämlich nach den bisher vom Verfasser gemachten Erfahrungen nur eine unbestimmbare Innenwindung von *Strenoceras* dar.

Aus den genannten Gründen ist es also nicht angebracht, eine *oolithicum*-Zone einzuführen. So empfiehlt es sich, auf die in der älteren Literatur häufig zitierte *niortense*-Zone zurückzugreifen. Diese Zone wurde von S. Buckman (1913) aufgestellt, und zwar in Anlehnung an seine „*niortensis* hemera“ (S. Buckman 1893). Sie wurde sogar noch in jüngerer Zeit von verschiedenen Autoren (z. B. Ruget-Perrot 1961) gebraucht.

Die *niortense*-Zone geht auf *Strenoceras niortense* (d'Orb.) zurück, einem der typischsten Vertreter dieser Gattung. *Strenoceras niortense* ist nicht nur leicht bestimmbar, sondern zudem noch Typusart der Gattung *Strenoceras* (festgelegt durch Hyatt 1900). Sie hat nach eigenen neueren Untersuchungen außerdem etwa die gleiche stratigraphische Verbreitung wie das bisherige Indexfossil „*Strenoceras subfurcatum*“ sensu Bentz (1928) und Arkell (1956), so daß sich an den Zonen-Grenzen nichts ändert.

Bemerkungen über *Strenoceras niortense*

Strenoceras niortense ist nach Meinung des Verfassers im Gegensatz zur Auffassung von Bentz (1928), Pavia (1973) u. a. kein jüngeres Synonym zu *Strenoceras bajocense* (Defr.). Beide unterscheiden sich deutlich voneinander. *Strenoceras niortense* hat eine wesentlich geringere Anzahl von Gabelrippen (0—3 pro Umgang), während *Strenoceras bajocense* 7—8 Gabelrippen pro Umgang aufweist. Mehr Einzelheiten über die Unterschiede zwischen *Strenoceras niortense* und *Strenoceras bajocense* beabsichtigt der Verfasser in einer Arbeit über die südwestdeutschen Strenoceraten-Funde darzustellen. Die laufenden Untersuchungen hierzu sind noch nicht abgeschlossen. D'Orbigny (1846: 372) gibt als Fundort seiner neuen Art (*Amm. niortensis*) als erstes Mougon bei Niort (Deux Sèvres)/Dép. Charente, Frankreich, an. Von diesem Fundort und wohl auch aus der gleichen Fundschicht hat der Verfasser vor Jahren eine kleine Ammonitenfauna aufgesammelt, darunter auch einige typische Vertreter der Art *Strenoceras niortense* (siehe Ta. 1, Fig. 8).

Bemerkungen über die *niortense*-Zone

Die Indexart *Strenoceras niortense* kommt an ihrer Typuslokalität Mougon, wie die eigenen Aufsammlungen zeigen, in der *baculata*-Subzone vor. Dies deckt sich mit Beobachtungen im südwestdeutschen Ober-Bajocium, wo *Strenoceras niortense* im Übergangsbereich *polygyralis*/*baculata*-Subzone einsetzt und bis in den mittleren Bereich der letztgenannten Subzone hineinreicht. An der Typuslokalität konnte der Verfasser im stratum typicum neben *Strenoceras niortense* noch folgende Ammoniten nachweisen:

Strenoceras bigoti
Strenoceras sp.
Orthogarantiana schroederi
Orthogarantiana haugi
Orthogarantiana sp. juv. indet.
Leptosphinctes (Leptosphinctes) davidsoni
Leptosphinctes (Cleistosphinctes) aff. *„interruptus“*
Sphaeroceras tenuicostatum
Cadomites sp.
Oppelia subradiata
Oppelia sp.
Strigoceras truelli
Spiroceras orbignyi
Spiroceras sauzeanum
Spiroceras aff. *annulatum*

Mit *Strenoceras niortense* als Indexfossil für den Bereich der alten *subfurcatum*-Zone treten hinsichtlich der Grenzziehung keine Änderungen ein. Wie *Strenoceras subfurcatum* sensu Bentz (1928) und Arkell (1956) (= *Str.* cf. *oolithicum*) setzt *Strenoceras niortense*, wie schon oben bemerkt, erst etwa in der Mitte der Zone ein und erreicht nicht deren Obergrenze. So wird die *niortense*-Zone mit *banksi*-, *polygyralis*- und *baculata*-Subzone definiert, wie die *subfurcatum*-Zone schon bisher. Ob diese Subzonengliederung einer Korrektur bedarf, werden weitere Untersuchungen zeigen. So deutet Dietl (1980) eine mögliche

Alternative für die *banksi*-Subzone an, und Pavia (briefliche Mitteilung 1981) zieht die Brauchbarkeit der *polygyralis*-Subzone in Zweifel. Die *baculata*-Subzone scheint dagegen eine sehr gute Subzone zu sein. Ihre Obergrenze, und damit auch die Obergrenze der *niortense*-Zone, wird mit dem Erstauftreten von *Garantiana* (*Pseudogarantiana*) *dichotoma* gezogen, die die tiefste Subzone der *garantiana*-Zone kennzeichnet.

Zweckmäßig erscheint die Festlegung eines Typusgebiets für die *niortense*-Zone. Wenig geeignet ist hierfür das Typusgebiet der alten *subfurcatum*-Zone im Dép. Moselle/Frankreich, da dort die Zone unvollständig ist. Ähnliche Probleme bestehen mit dem von S. Buckman (1909—30) und Parsons (1976) untersuchten Aufschlüssen von „Oborne Road-Stone" bzw. „Frogden quarry" in Dorset/Südengland, da dort die Schichten teilweise stark kondensiert sind. An der Typuslokalität von *Strenoceras niortense* in Mougon bei Niort/Frankreich sind nur kleine Ausschnitte der *niortense*-Zone mit Ammoniten dokumentiert. Mächtiger und vollständiger sind die von Pavia (1973) untersuchten Profile von Digne (Basses Alpes)/Frankreich, aber die Ammoniten-Faunen sind dort meistens stark flachgedrückt. Zwar weniger mächtig, aber sehr fossilreich und außerdem nach bisheriger Kenntnis vollständig sind die Profile im Gebiet der Zollernalb/Schwäbische Alb, SW-Deutschland, wo die Ammonitenfauna zudem stellenweise hervorragend erhalten ist (Dietl & Hugger 1979). Deshalb erscheint dieses Gebiet als Typusgebiet für die *niortense*-Zone besonders geeignet.

Literatur

Arkell, W. J. (1956): Jurassic Geology of the World. 757 S., 27 Tab., 102 Abb., 46 Taf.; London (Oliver & Boyd LTD).

Bentz, A. (1928): Über Strenoceraten und Garantianen insbesondere aus dem mittleren Dogger von Bielefeld. — Jb. preuß. geol. Landesanst., **49**: 138—206, Taf. 14—19; Berlin.

Buck, E., Hahn, W. & Schädel, K. (1966): Zur Stratigraphie des Bajocium und Bathonium (Dogger δ—ε) der Schwäbischen Alb. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **8**: 23—46, Abb. 5—6, Taf. 4—9; Freiburg i. Br.

Buckman, S. (1893): The Bajocian of the Sherborne district; its relation to subjacent and superjacent strata. — Quart. J. Geol. Soc. London, **49**: 479—522; London.

— (1909—1930): Yorkshire Type Ammonites. 7 Bde., 790 Taf.; London (Wesley & Son).

Dietl, G. (1974): Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Dogger, insbesondere des Oberbajocium der westlichen Keltiberischen Ketten (Spanien). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **14**: 21 S., 7 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.

— (1980): Die Ammonitengattung *Caumontisphinctes* aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mitt. Jura). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **51**: 43 S., 5 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.

Dietl, G. & Hugger, R. (1979): Zur Stratigraphie des Ober-Bajocium (Braunjura δ/ε-Grenzschichten) der Zollernalb (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **43**: 14 S., 4 Abb.; Stuttgart.

Fallot, P. & Blanchet, F. (1923): Observation sur la faune des terrains Jurassiques de la région de Cardò et de Tortosa. — Treb. Inst. Catalana Hist. natur., **1921—1922**: 73—260, 13 Abb., 13 Taf.; Barcelona.

Haug, E. (1894): Le System Jurassique. — *In*: Bertholet, M. M. (Hrsg.): La Grande Encyclopedie, **21**: 322—331; Paris (H. Lamirault & Cie.).

Hyatt, A. (1900): Cephalopoda. — *In*: Zittel, K. A.: Textbook of Palaeontology. 1. engl. Aufl. [Übersetzg. C. R. Eastman], 502—592, Abb. 1049—1235; London (Macmillan).

Krimmel, O. (1886): Über den Braunen Jura Epsilon. — Diss. Univ. Tübingen, 42 S.; Tübingen.

Mascke, E. (1907): Die Stephanoceras-Verwandten in den Coronatenschichten von Norddeutschland. — Diss. Univ. Göttingen, 38 S.; Göttingen (P. Dobler).

Orbigny, A. de (1842—1851): Terrains jurassiques. I. Cephalopodes. 642 S., 234 Taf.; Paris (Masson).

Parsons, C. F. (1974): The *sauzei* and „so called" *sowerbyi* Zones of the Lower Bajocian. — Newsl. Stratigr., **3**/3: 153—180, 4 Abb., 2 Tab.; Leiden.

— (1976): A stratigraphic revision of the *humphriesianum*/*subfurcatum* Zone rocks (Bajocian Stage, Middle Jurassic) of Southern England. — Newsl. Stratigr., **5**/2/3: 114—142, 5 Abb., 3 Tab.; Berlin & Stuttgart.

Pavia, G. (1973): Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, Dip. Basses-Alpes). — Boll. Soc. Palaeont. Italiana, **10** (1971): 75—142, 8 Abb., 29 Taf.; Modena.

Quenstedt, F. A. (1886—87): Die Ammoniten des schwäbischen Jura. II. Der Braune Jura. 441—815, Taf. 55—90; Stuttgart (E. Schweizerbart).

Ruget-Perrot, C. (1961): Études Stratigraphiques sur le Dogger et le Malm Inférieur du Portugal au Nord du Tage. — Mem. Serv. geol. Portugal, **7**: 197 S., 5 Tab., 45 Abb., 11 Taf.; Lisabon.

Terquem, O. & Jourdy, E. (1869): Monographie de l'étage Bathonien dans le département de la Moselle. — Mém. Soc. Géol. France, **9**/2: 1—175, 15 Taf.; Paris.

Zieten, C. H. von (1830—33): Die Versteinerungen Württembergs. 102 S., 72 Taf.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Tafel

Tafel 1

Fig. 1a, b. *Ammonites subfurcatus* [= *Garantiana* (?*Pseudogarantiana*) *subfurcata*]; Reproduktion der Originalabbildung v. Zietens (1830: Taf. 7, Fig. 6a, b); „Lias-Schiefer von Jebenhausen bei Göppingen" (v. Zieten 1830: 10) = Hamiten-Ton (*garantiana*-Zone) der Gegend von Bad Boll (Interpretation des Verfassers).

Fig. 2a, b. *Garantiana* (*Pseudogarantiana*) *dichotoma nodosa*; Reproduktion der Originalabbildung des Holotypus von Bentz (1928: Taf. 19, Fig. 7a, c); Pseudogarantienschichten (*garantiana*-Zone, *dichotoma*-Subzone) von Bethel bei Bielefeld.

Fig. 3a, b. *Ammonites bifurcatus* („verkiest, daher *subfurcatus*": Quenstedt 1886/87: Erklärung zu Taf. 70); Reproduktion der Originalabbildung: „Hamitenschicht δ von Eningen" (Quenstedt 1886/87) = höherer Hamiten-Ton (*garantiana*-Zone, *dichotoma*-Subzone).

Fig. 4. *Garantiana* (*Pseudogarantiana*) *dichotoma nodosa;* Beleg zu Dietl (1974: Tab. 1); *garantiana*-Zone, *dichotoma*-Subzone von Aldea del Pinar/NE-Spanien. SMNS Inv.-Nr. 26379. — x 1.

Fig. 5a, b. *Garantiana* (*Pseudogarantiana*) *dichotoma* subsp.; leicht verdrücktes Exemplar mit Resten des Mundsaumes; *garantiana*-Zone von Bopfingen-Oberdorf/ Ipf (östl. Schwäbische Alb). SMNS Inv.-Nr. 26377. Grabung G. Dietl und M. Kapitzke 1981. — x. 1.

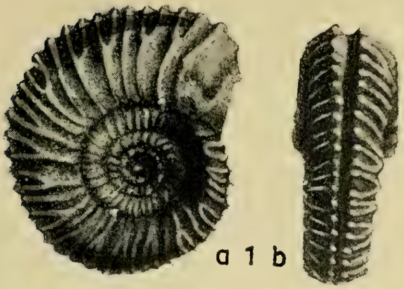
Fig. 6a, b. *Ammonites niortensis* (= *Strenoceras niortense*); Reproduktion der Originalabbildung von d'Orbigny (1846: Taf. 121, Fig. 7, 8), Lectotypus.

Fig. 7. *Strenoceras niortense*; Subfurcaten-Oolith (90 cm unterhalb Oberkante); *niortense*-Zone, *baculata*-Subzone; Burladingen-Killer, Zollernalb (Schwäbische Alb). SMNS Inv.-Nr. 26378. Grabung G. Dietl, R. Hugger und M. Kapitzke 1979). — x 1.

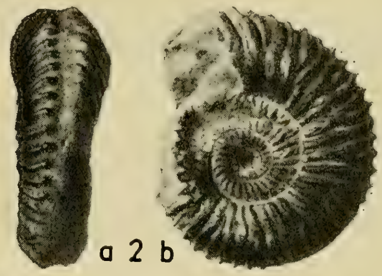
Fig. 8a, b. *Strenoceras niortense; niortense*-Zone, *baculata*-Subzone (stratum typicum); Mougon bei Niort (Deux Sèvres/Dép. Charente, Frankreich (locus typicus). SMNS Inv.-Nr. 26376. Slg. G. Dietl 1972. — x 1.

Fig. 9. *Strenoceras* cf. *oolithicum;* 1 Exemplar aus der Slg. v. Schlotheim (Reproduktion der Originalabbildung von Bentz 1928: Taf. 14, Fig. 1) = unkorrekterweise von Arkell (1956) zum Lectotypus von *Ammonites subfurcatus* Zieten erklärt; Subfurcaten-Schichten (*niortense*-Zone = ehemalige *subfurcatum*-Zone) von Auerbach in Franken, Süddeutschland.

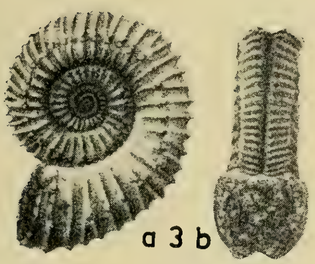
Fig. 10. *Strenoceras* sp. juv. indet.; 2. Exemplar aus der Slg. v. Schlotheim (Reproduktion der Originalabbildung von Bentz 1928: Taf. 14, Fig. 2b) = von Arkell (1956) zur Demonstration der Ventralseite bei der Art *Ammonites subfurcatus* Zieten herangezogen; Subfurcaten-Schichten (*niortense*-Zone = ehemalige *subfurcatum*-Zone) von Auerbach in Franken, Süddeutschland.



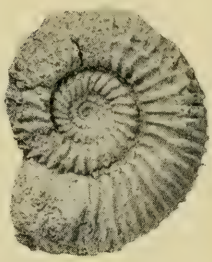
a 1 b



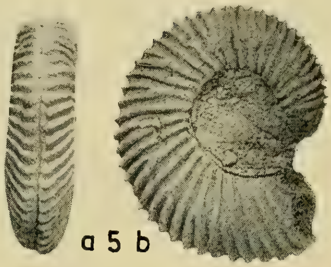
a 2 b



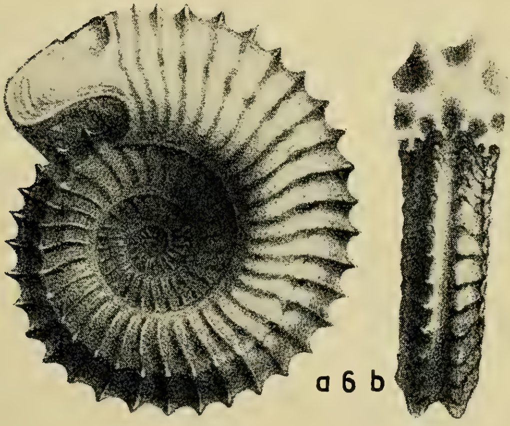
a 3 b



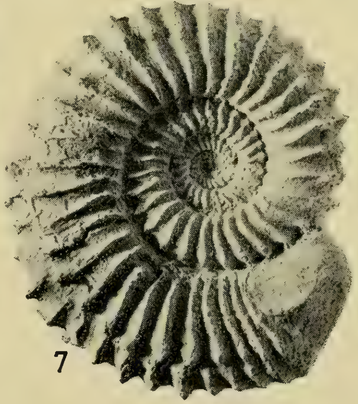
4



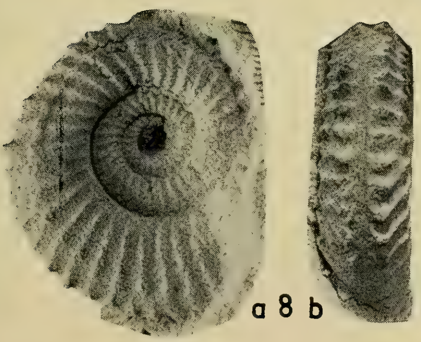
a 5 b



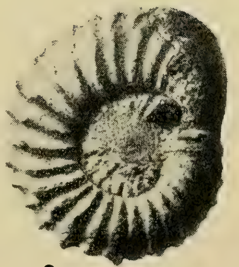
a 6 b



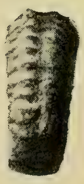
7



a 8 b



9



10

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 10 1983

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 82	14 S.	Stuttgart, 15. 2. 1982

Zwei weitere Skorpione in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionida)

Two further Scorpions in Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Scorpionida)

Von Wolfgang Schawaller[1]), Ludwigsburg

Mit 11 Abbildungen

Summary

Two new scorpions from Dominican amber are presented: a nearly complete but juvenile specimen (*Tityus ambarensis* n. sp.) and an undetermined postabdomen (= tail) of a larger animal. These specimens together with the first record (*Centruroides beynai* SCHAWALLER 1979) represent the only Tertiary scorpions from America so far. The good preservation permits a morphological documentation from all sides. The relationships to Recent species are unknown because of the insufficient descriptions of the Recent ones.

The two named scorpions from Dominican amber allow some phylogenetic conclusions, mainly statements on the contemporaneous existence of sister groups. For an illustration of these conclusions a first provisional dendrogramm of the family Buthidae has been sketched.

Zusammenfassung

Zwei neue Skorpione aus Dominikanischem Bernstein werden vorgestellt: ein fast komplettes, aber juveniles Exemplar (*Tityus ambarensis* n. sp.) und ein unbestimmtes Postabdomen (= Schwanz) eines größeren Tieres. Diese Exemplare und der Erstnachweis (*Centruroides beynai* SCHAWALLER 1979) sind bis jetzt die einzigen tertiären Skorpione aus Amerika. Der gute Erhaltungszustand ermöglicht eine morphologische Dokumentation von allen Seiten. Die Verwandtschaftsbeziehungen zu den rezenten Arten sind unbekannt wegen unzureichender Beschreibung der Rezenten.

---

[1]) Bernstein-Arachnida Nr. 11. — Nr. 10: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 79: 1—10 (1981). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Die zwei benannten Skorpione aus Dominikanischem Bernstein erlauben einige phylogenetische Rückschlüsse, vor allem Aussagen über die gleichzeitige Existenz von Schwestergruppen. Zur Veranschaulichung dieser Rückschlüsse wurde ein erstes provisorisches Dendrogramm der Familie Buthidae entworfen.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Der neue Skorpion aus Dominikanischem Bernstein 3
  2.1. Beschreibung 3
  2.2. Beziehungen 9
3. Phylogenetische Rückschlüsse aus den Fossilien 10
4. Anhang: Postabdomen eines größeren Skorpions 13
5. Literatur 14

1. Einleitung

Knapp drei Jahre nach dem Erstnachweis eines Skorpions in Dominikanischem Bernstein (Schawaller 1979) bin ich in der Lage, eine weitere komplette Inkluse sowie das Postabdomen eines größeren Tieres dieser Arachniden-Ordnung aus dem gleichen fossilen Harz vorzustellen. Diese neuen Nachweise aus der Stuttgarter Bernsteinsammlung innerhalb so kurzer Zeit demonstrieren einmal mehr die große Bedeutung des Dominikanischen Bernsteins als Fundquelle neotropischer Fossilien. Aus dem bekannteren Baltischen Bernstein sind insgesamt zwei Skorpione publiziert (Holl 1829, Menge 1869), dies jedoch als Ergebnis einer über hundertjährigen Inklusensuche. Dabei ist allerdings die Diversität der damaligen Lebensräume zu berücksichtigen: im Dominikanischen Bernstein sind tropische Tiergruppen — also auch Skorpione — sicher ungleich stärker vertreten als im Baltischen Bernstein.

Der isolierte Skorpionsschwanz (= Postabdomen) läßt vorerst keine weiterreichenden Schlüsse zu. Er wird daher im Anhang (Kap. 4) behandelt. Im folgenden ist also stets von dem kompletten Exemplar die Rede.

Der neue Skorpion gehört wie der Erstnachweis zur Familie Buthidae und wird mit hinreichender Sicherheit als neue Art in die Gattung *Tityus* gestellt. Die gattungsmäßige Zuordnung der bereits publizierten ersten Inkluse konnte wegen Fehlens der Pedipalpenspitzen und ihrer Merkmale nur unter „*Centruroides* sensu lato“ erfolgen. Beide Gattungen sind nahe miteinander verwandt und die Zuordnung von Jungtieren — wie sie bei beiden Fossilien vorliegen — wirft besondere Probleme auf.

Ob diese zwei Arten im Tertiär syntop nebeneinander lebten, ist nicht zu entscheiden. Nur bei dem neuen Exemplar ist die genaue Herkunft bekannt: Wie uns Herr G. Dommel, Düsseldorf, mitteilte, stammt der neue Fund aus einer Grube bei Bayaguana, also vom Südrand der Ostkordillere. Diese Grube erbrachte übrigens auch den bei Schlee (1980: Taf. 42+43) vorgestellten Leguan. Der Erstnachweis könnte aus einer anderen Lagerstätte stammen und damit eventuell auch aus einem anderen Lebensraum. Die Fähigkeit zur Giftproduktion ist auch beim neuen Fossil durch erkennbaren Drüsen-Ausfuhrkanal belegt.

Den Abschluß dieser Arbeit bilden kurze Erörterungen derjenigen Rückschlüsse, die beide Skorpione des Dominikanischen Bernsteins liefern. Dies sind vor allem Aussagen über die gleichzeitige Existenz von Schwestergruppen (sensu HENNIG). Es soll damit besonders der manchmal geäußerten Behauptung widersprochen werden, Bernstein-Tiere erlauben wegen geringem erdgeschichtlichen Alter nur unbedeutende oder überhaupt keine Hinweise auf den Verlauf der Stammesgeschichte. Es wird deutlich gemacht, daß diese Rückschlüsse nur dann dürftiger ausfallen, wenn die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Rezenten schlecht oder überhaupt nicht untersucht sind.

Dank

Herr G. DOMMEL, Düsseldorf, gab genauere Hinweise zur Fundstelle des neuen Skorpions, Dr. G. BLOOS las wie immer sorgfältig das Manuskript. Für deren Hilfe sei auch hier gedankt. Mein besonderer Dank gilt Dr. D. SCHLEE für seine stetige und vielfältige Unterstützung während meiner Untersuchungen an Bernstein-Arachniden.

2. Der neue Skorpion aus Dominikanischem Bernstein

2.1. Beschreibung

Tityus ambarensis n. sp.

Abb. 1—9

Holotypus: Jungtier aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-3399-M-1 (Abb. 1).

Derivatio nominis: ámbar (spanisch) = Bernstein.

Erhaltung: Der Skorpion liegt ausgestreckt in einem kleinen ovalen Bernsteinstück (ca. 20×8×8 mm) und ist fast komplett. Nur ein kleiner seitlicher Teil der Giftblase und die Spitzen der linken Pedipalpen-Finger wurden bereits in der Dominikanischen Republik weggeschliffen. Der Bernstein ist klar, lediglich auf der Ventralseite des Tieres behindern Schlieren etwas die Sicht. Keine Nebeneinschlüsse. Für die Bearbeitung wurde die Inkluse mehrfach in Kunststoff eingebettet. Diese bei uns entwickelte Technik gestattet die Planbeobachtung von allen Seiten (SCHLEE & GLÖCKNER 1978). Es handelt sich um echten Bernstein, wie die Ätherprobe etc. (SCHLEE, in Vorbereitung) zeigte.

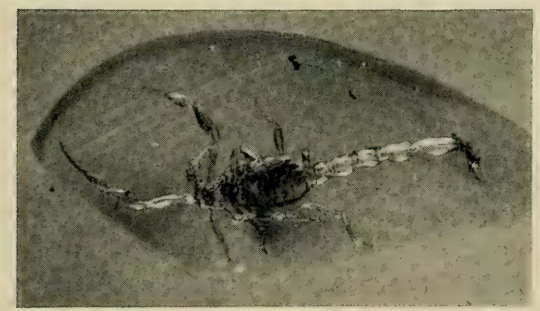


Abb. 1. *Tityus ambarensis* n. sp. (juv., Holotypus).
Gesamtansicht der Inkluse von ventral. Ausgestreckte Gesamtlänge von der Pedipalpen-Spitze bis zum Giftstachel: 14,35 mm.

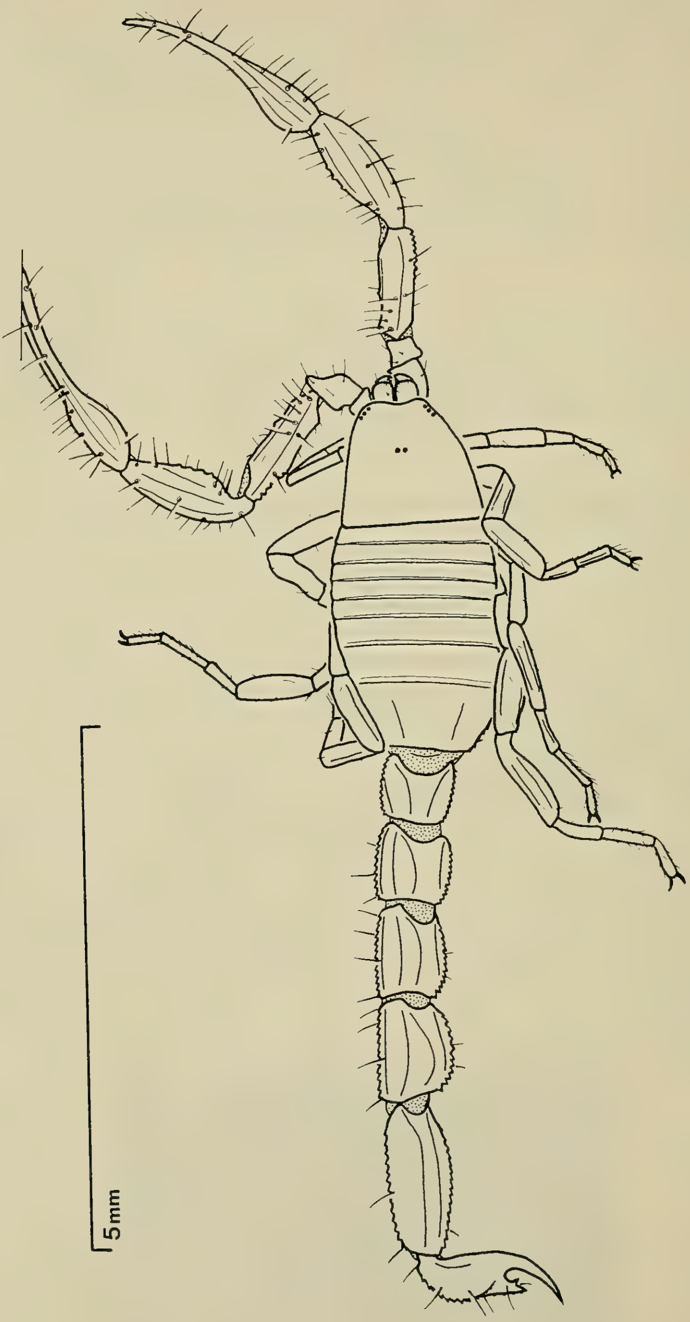


Abb. 2. *Tityus ambarensis* n. sp. (juv., Holotypus).
Gesamtansicht der Inkluse von dorsal. Fossil bis auf die Spitzen der linken Pedipalpen-Chela komplett.

Diagnose. — Erste fossile Art der Gattung mit 11 erkennbaren Gattungsmerkmalen (vgl. S. 10). Form des Telson Abb. 4. Kamm Abb. 6: links 10, rechts 11 Kammzähne. Trichobothrientaxie der Chela Abb. 9. Bezahnung der Chela Abb. 3, 8. Systematischer Bezug zu Rezenten wegen deren unzureichender morphologischer Dokumentation unklar.

Körper. — Überall gleichmäßig gelb gefärbt, ohne Zeichnungsmuster. Cuticula mit netzförmiger Mikroskulptur (Abb. 5).

Carapax (Abb. 2). — Maximale Breite an der Basis, dort 1,17× breiter als median lang; Vorderwinkel abgerundet, Hinterwinkel stumpf rechteckig; Vorderrand median etwas ausgerandet, Hinterrand fast gerade. Medianfurche im vorderen Carapax-Drittel deutlich. Keine Dorsalkiele erkennbar; Oberfläche eben, Details wegen sichthemmendem Luftfilm nicht erkennbar. Dorsale Mittelaugen auf flachem Augenhügel kurz vor der Carapax-Mitte; lateral je drei Seitenaugen, diese annähernd gleich groß und gut sichtbar vorgewölbt.

Präabdomen (Abb. 2). — Tergite I—VI ähnlich gebaut, Tergit VI am breitesten, etwas breiter als Carapax-Basis. Tergit VII caudad stark verschmälert, am Ende jedoch noch etwas breiter als die basalen Segmente des Postabdomen. Mittlere Tergite mit ganz schwach ausgeprägtem Mediankiel, Segment VII zusätzlich auf jeder Seite mit etwas deutlicheren glatten Längskielen; Sternit-Kiele nicht erkennbar. Seitenrand des Segmentes VII (des letzten Präabdomen-Segmentes) schwach gesägt. Einzelne Mikrochaeten auf den Sterniten, auf den Tergiten fehlend.

Postabdomen (Abb. 2). — Segmente I—IV nach caudad etwas an Länge zunehmend, das V. bedeutend länger als die basalen (vgl. Maße). Segmente I—IV mit den üblichen 10 Kielen (je ein Paar: Dorsalkiel; oberer, mittlerer, unterer Lateralkiel; Ventralkiel); diese Kiele nicht gleichartig: Dorsalkiele noch deutlicher als der Seitenrand des letzten Präabdomen-Segmentes gezähnt, Lateralkiele schwächer gezähnt, Ventralkiele fast glatt. Dorsalfläche der Segmente I—IV eingesenkt, jedoch ohne ausgesprochene Furche; Ventralfläche fast eben. Segment V mit nur 7 Kielen (beide Dorsalkiele fehlen, statt eines Paares Ventralkiele nur ein Mediankiel), die Zähnung der Kiele schwächer als auf den basalen Segmenten. Dorsalfläche des Segmentes V eingesenkt, aber ohne Furche. Oberfläche zwischen den Kielen auf allen Segmenten neben der Mikroskulptur gleichmäßig glatt, neben den Mikrochaeten an der Unterseite und vor allem an den Segment-Enden mit Makrochaeten (Stellung vgl. Abb. 2). Afteröffnung zwischen Segment V und Telson erkennbar.

Telson (Abb. 2, 4). — Telson mit Giftstachel etwas kürzer als Segment V des Postabdomen, Giftstachel etwa so lang wie die Blase. Ventraler Nebenstachel kräftig, etwa ein Drittel so lang wie der Hauptstachel, innen mit markantem Höckerchen. Ventralkiele vorhanden und wie Lateralkiele des letzten Postabdomen-Segmentes gezähnt. Auf der Ventralseite des Telson einige Makrochaeten, bezüglich Längen und Stellung vgl. Abb. 4.

Bei starkem Durchlicht ist im Innern des Hauptstachels der Ausführapparat der Giftdrüse zu sehen: dieser besteht aus zwei gleichartigen, sklerotisierten Giftkanälen, die gemeinsam dorsal kurz vor der Stachelspitze nach außen münden (Abb. 4). Details der eigentlichen Giftdrüse im Innern der Blase nicht erkennbar.

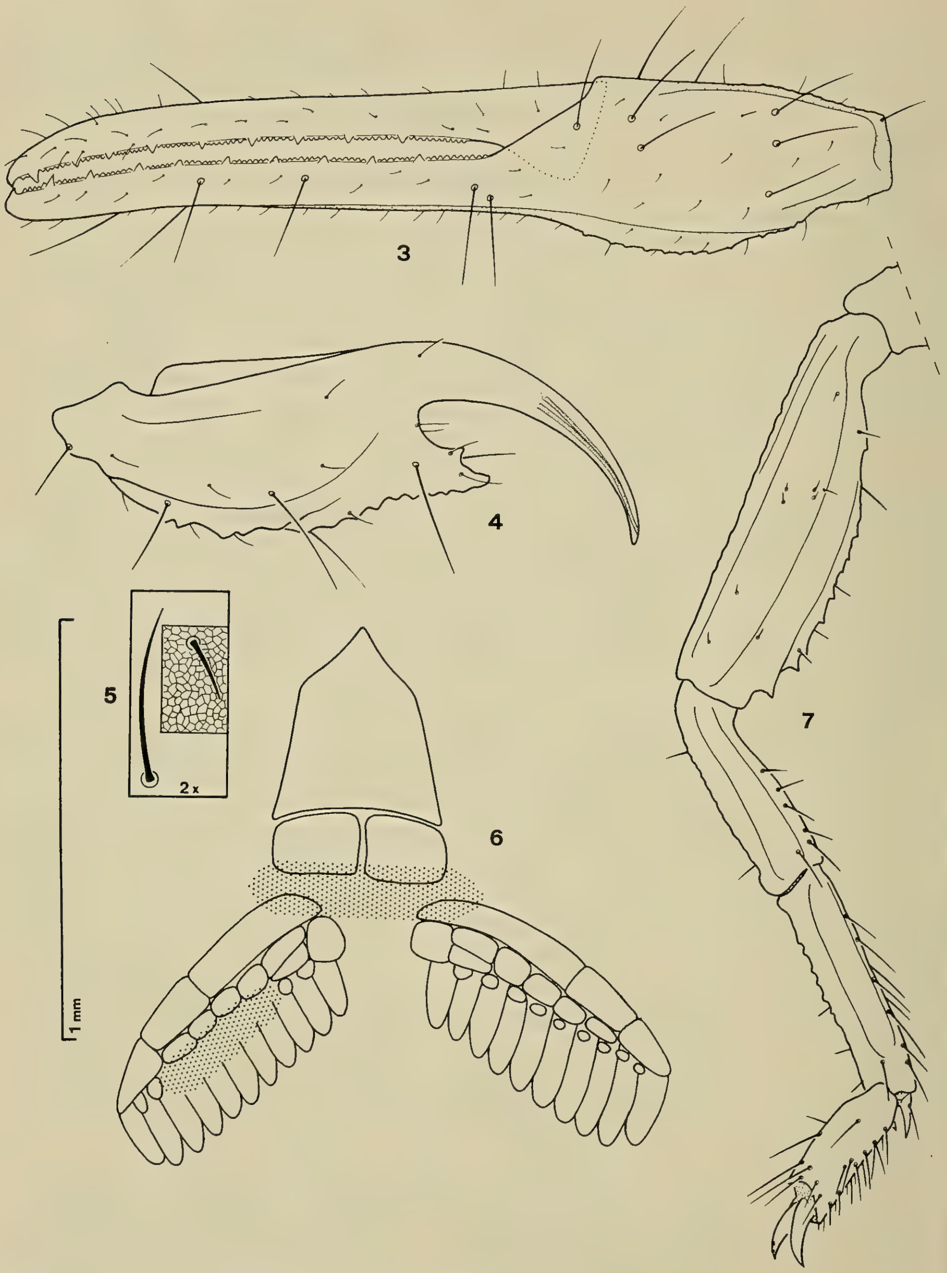


Abb. 3—7. *Tityus ambarensis* n. sp. (juv., Holotypus).
3: Pedipalpen-Chela von lateral, Bezahnung und Trichobothrien-Taxie. — 4: Telson mit Giftstachel von lateral; bei starkem Durchlicht paariger Ausfuhrkanal der Giftdrüse erkennbar. — 5: Netzförmige Mikroskulptur der Cuticula mit Makro- und Mikrochaeten. — 6: Sternum, paarige Genitalklappen und Kämme; Sicht teilweise durch Schlierenbildung behindert (punktiert). — 7: Bein IV; Grunddorne vorhanden, Tarsalsporne fehlen.

Sternum und Genitalklappen (Abb. 6). — Sternum-Form familientypisch, ohne Besonderheiten. Details der paarigen Genitalklappen nicht sichtbar.

Kämme (Abb. 6). — Kammgrundstück nicht erkennbar. Randlamelle aus drei Teilen bestehend, der basale Teil etwa so lang wie die zwei distalen Teile. Die Mittellamelle erstreckt sich längs der basalen zwei Teile der Randlamelle und ist aus sechs Teilen zusammengesetzt; der subbasale Abschnitt der Mittellamelle unterteilt. Fulcren entwickelt. Zahl der Kammzähne: links 10, rechts 11.

Cheliceren. — Einzelheiten (Zahl und Form der Zähne) wegen versteckter Lage der Cheliceren zwischen Palpen-Coxen und Carapax nicht untersuchbar.

Pedipalpen (Abb. 2, 3, 8, 9). — Trichobothrien-Taxie orthobothriotaktisch und vom Typ A (sensu VACHON 1973), Stellung vgl. Abb. 9; d_2 des Femur von dorsal nach intern gewandert; *db* des festen Fingers auf gleichem Niveau wie *et*. Zusätzlich zu den Trichobothrien inserieren Makro- und Mikrochaeten auf allen Pedipalpen-Abschnitten. Laterale Kiele des Femur und prolateraler Kiel der Patella gezähnt wie die Seitenränder des letzten Präabdomen-Segmentes. Oberfläche zwischen den Kielen außer der Mikroskulptur glatt. Pedipalpen-Finger mit 9—10 Zahnserien, die jeweils etwas nach extern laufen und dort mit einem signifikant größeren Zahn enden (Abb. 3, 8); jede Zahnserie (auf dem daraufhin untersuchbaren festen Finger) wird regelmäßig von zwei Mikrochaeten begleitet; Zahnserien an der Basis annähernd so ausgebildet wie diejenigen an der Spitze; neben diesen Serien keine akzessorische Granula.

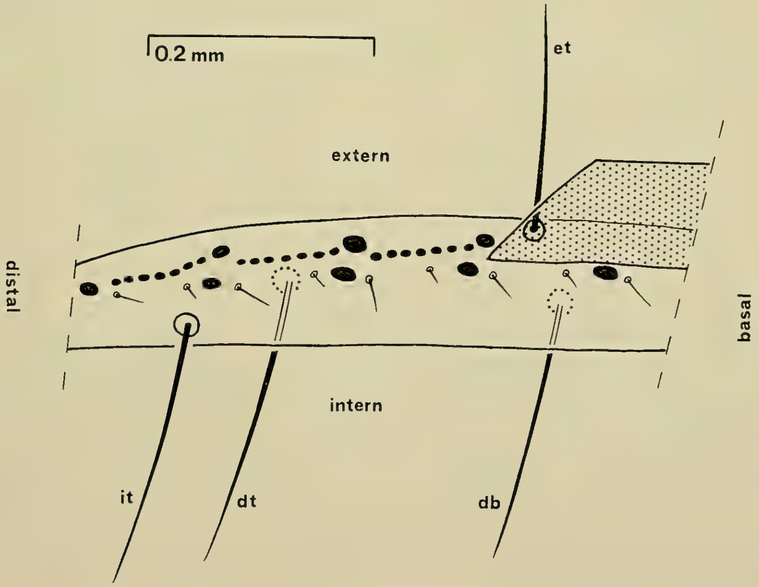


Abb. 8. *Tityus ambarensis* n. sp. (juv., Holotypus).
Bezahnung auf festem Pedipalpen-Finger, beweglicher Finger punktiert; jede Zahnserie wird von zwei Mikrochaeten begleitet.

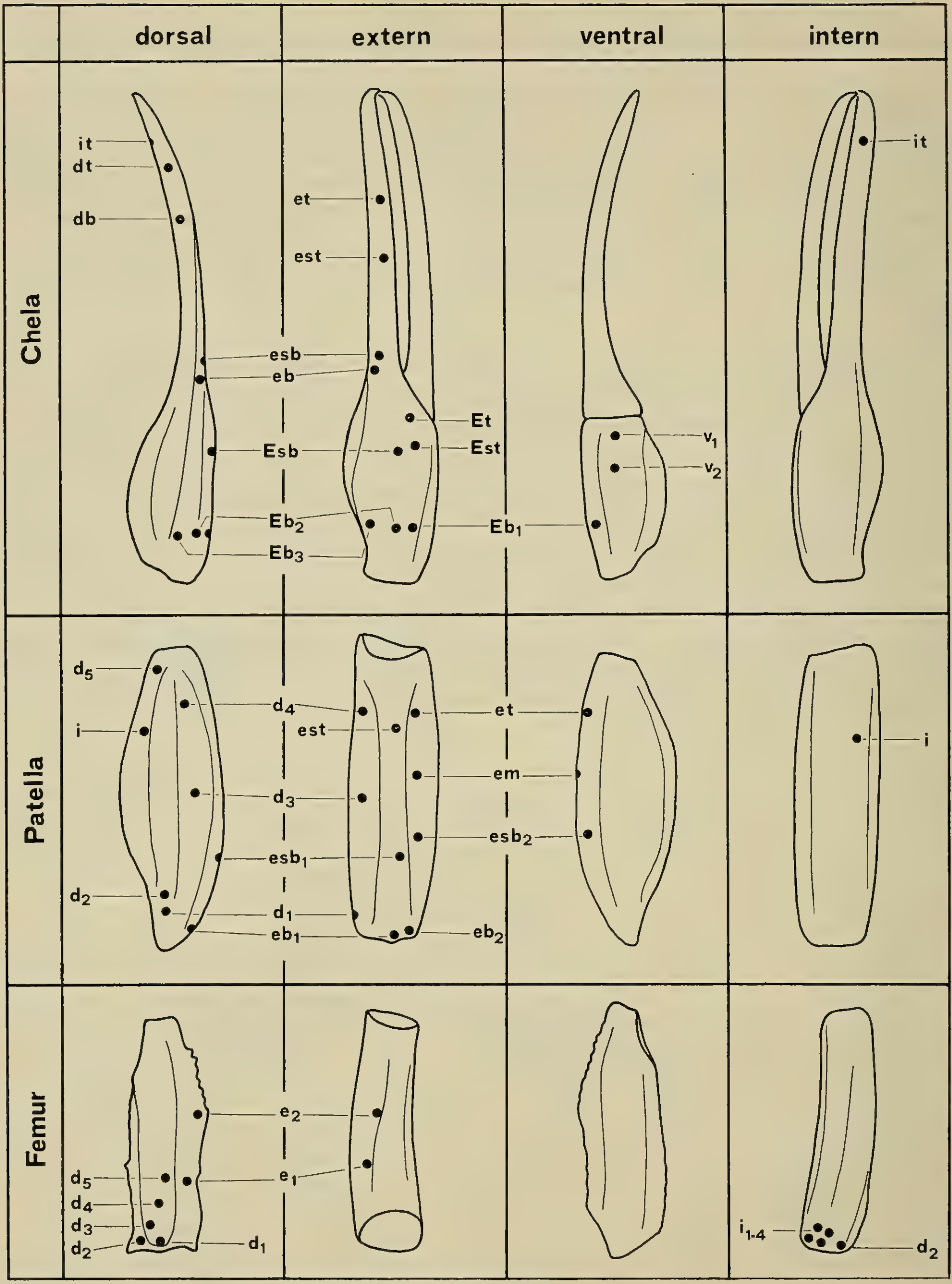

dorsal
extern
ventral
intern
Chela
it
dt
db
et
est
esb
eb
Et
Est
Esb
Eb_2
Eb_3
Eb_1
v_1
v_2
it
Patella
d_5
d_4
i
est
et
em
d_3
esb_1
esb_2
d_2
d_1
eb_1
eb_2
i
Femur
e_2
e_1
d_5
d_4
d_3
d_2
d_1
i_{1-4}
d_2

Abb. 9. *Tityus ambarensis* n. sp. (juv., Holotypus).
Schema der Trichobothrien-Taxie der Pedipalpen, rekonstruiert aus beiden Pedipalpen. Nomenklatur nach VACHON (1973).

Laufbeine (Abb. 2, 7). — Coxen ohne Besonderheiten, Coxa IV länger als ein Kamm. Patella IV und Femur IV ventral an der Spitze mit kräftigem Zahn, basalwärts noch eine Reihe kleinerer Zähne. Tarsalsporne fehlen an allen Beinen. Je zwei Grunddorne zwischen den Tarsalgliedern vorhanden, der äußere nur wenig kräftiger als der innere und mit dicker Makrochaete. Die beiden Krallen an allen Beinen gleichartig, Gehstachel kurz. Makrochaeten konzentrieren sich auf der Ventralseite der Tarsalglieder und der Tibia.

Maße (mm; L: Länge; B: Breite)

Körper-L ohne Telson und Cheliceren: 7,95
Carapax-L median: 1,15
Carapax-B an der Basis: 1,35
Sternum-L median: 0,43
Kamm-L: 0,71
Kammzahn-L: 0,16 — 0,19

Pedipalpen: Femur-L: 1,03
Femur-B: 0,30
Patella-L: 1,37
Patella-B: 0,45
Chela-L: 2,13
Hand-L: 0,85
Finger-L: 1,28

	Laufbein I	Laufbein II	Laufbein III	Laufbein IV
Femur-L:	0,61	0,67	0,54	0,56
Patella-L:	0,40	0,74	0,90	0,96
Tibia-L:	0,34	0,38	0,45	0,58
Tarsus-1-L:	0,32	0,43	0,45	0,58
Tarsus-2-L:	0,25	0,27	0,27	0,37

Präabdomen-L: 2,12
Präabdomen-B maximal: 1,57
Postabdomen: L ohne Telson: 4,64
Segment-I-L: 0,60
Segment-II-L: 0,69
Segment-III-L: 0,86
Segment-IV-L: 1,03
Segment-V-L: 1,46
Telson-L mit Stachel: 1,38

2.2. Beziehungen

Die Gattungszuordnung des neuen Fossils zu *Tityus* schafft weniger Probleme als seinerzeit die Bearbeitung des Erstnachweises, denn es ist jetzt wenigstens eine Pedipalpen-Chela komplett erhalten, was die Überprüfung taxonomisch wichtiger Merkmale (Taxie der Tasthaare *db, dt, et* und *it,* Bezahnung der Finger) ermöglicht. Dies war beim ersten Fossil leider nicht der Fall, weshalb damals die Zuordnung bei „*Centruroides* sensu lato" belassen werden mußte. Es kann sich vielleicht bei Vorliegen weiteren und kompletten Materials herausstellen, daß jene Art in die nahe verwandte Gattung *Tityus* zu stellen ist. Sogar die Einordnung von Rezenten, vor allem von Arten älterer Autoren, zu *Centruroides* oder *Tityus* bedarf teilweise noch der Richtigstellung (z. B. FRANCKE & WAGNER 1978). Konspezifität beider Inklusen ist auszuschließen: Die signifikant unterschiedliche Zahl der Kammzähne (*C. beynai*: 21, *T. ambarensis* n. sp.: 10—11), die unterschiedlichen Proportionen der Postabdomen-Segmente und die Form des Telson lassen dies klar erkennen.

Folgende Merkmale der neuen Inkluse führen in den Tabellen von Stahnke (1972) und Vachon (1977) zur Gattung *Tityus*:

1. Drei Paar Seitenaugen (Abb. 2).
2. Segment V des Postabdomen dorsal ohne tiefe Rinne.
3. Nebenstachel am Telson vorhanden (Abb. 4).
4. Fulcren vorhanden (Abb. 6).
5. Pedipalpen-Chaetotaxie orthobothriotaktisch (sensu Vachon 1973), d_2 des Femur nach intern gewandert (Abb. 9).
6. Chela-Hand von lateral betrachtet schmal (Abb. 3).
7. Pedipalpen-Finger mit 9—10 Zahnserien, diese an der Basis annähernd so ausgebildet wie diejenigen an der Spitze; neben diesen Serien keine akzessorischen Granula (Abb. 3, 8).
8. Trichobothrium *db* des festen Fingers auf gleichem Niveau wie *et* (Abb. 9).
9. Tarsalsporne fehlen an allen Laufbeinen (Abb. 7).
10. Beide Grunddorne zwischen den Tarsalgliedern annähernd gleich lang (Abb. 7).
11. Tarsalglieder 1 und 2 aller Beine ventral mit zahlreichen Makrochaeten (Abb. 7).

Es handelt sich um das erste Fossil der Gattung *Tityus;* der sogenannte *„Tityus“ eogenus* Menge 1869 aus Baltischem Bernstein gehört nämlich sicher einer anderen Gattung an (vgl. Schawaller 1979: 3). Der systematische Bezug zu Rezenten, die mit Dutzenden von nominellen Arten im kontinentalen Südamerika und den vorgelagerten Antillen verbreitet sind (z. B. Mello-Leitao 1939) kann wegen deren unzureichender morphologischer Dokumentation noch nicht geklärt werden. Erste Artenrevisionen unter Berücksichtigung morphologischer Variabilität hat Lourenco (1979, 1980) geliefert. Wie mehrmals in früheren Bearbeitungen von Bernstein-Arachniden dargelegt, gehe ich auch im vorliegenden Fall von einer Art-Verschiedenheit zwischen Fossilien und Rezenten aus, zumal keine Identität mit den Beschreibungen der rezenten Arten nachweisbar ist. Aus diesen Gründen wird das Fossil als neue Art benannt. Die eingehende Dokumentation soll künftige Vergleiche mit neuen Fossilfunden sowie auch mit Rezenten ermöglichen.

3. Phylogenetische Rückschlüsse aus den Fossilien

Fossilien belegen die Existenz morphologischer Merkmale zu definierter erdgeschichtlicher Zeit, woraus sich auch das Mindestalter von Tiergruppen ergibt. Darauf fußend lassen sich durch die Bearbeitung von Fossilien Vorstellungen über das Ausmaß der morphologischen Veränderungen im Laufe einer bestimmten Zeit entwickeln. Wie die bisherigen Bernstein-Untersuchungen zeigen, ist die Entwicklungsgeschwindigkeit bei den einzelnen Tiergruppen ganz unterschiedlich. Die Spinnentiere als relativ urtümliche Tierklasse sind in dieser Beziehung offensichtlich konservativ.

Die manchmal geäußerte Ansicht, Bernstein-Fossilien erlaubten wegen zu geringen Alters keine oder nur unwesentliche phylogenetische Rückschlüsse, beruht zunächst einmal auf Vermutungen. Nur die Untersuchung von Fossilien — als methodischer Schritt vor solchen Schlüssen — liefert direkte Beweise für oder wider diese Hypothese (vgl. dazu auch Hennig 1969). Es soll hier am Beispiel der beiden fossilen Skorpione des Dominikanischen Bernsteins gezeigt werden, daß durchaus stammesgeschichtliche Aussagen möglich sind, auch wenn sich Inklusen und Rezente in nur wenigen Merkmalen unterscheiden. Wir stehen bei der Inklusenbearbeitung jedoch immer wieder vor dem Problem, daß die

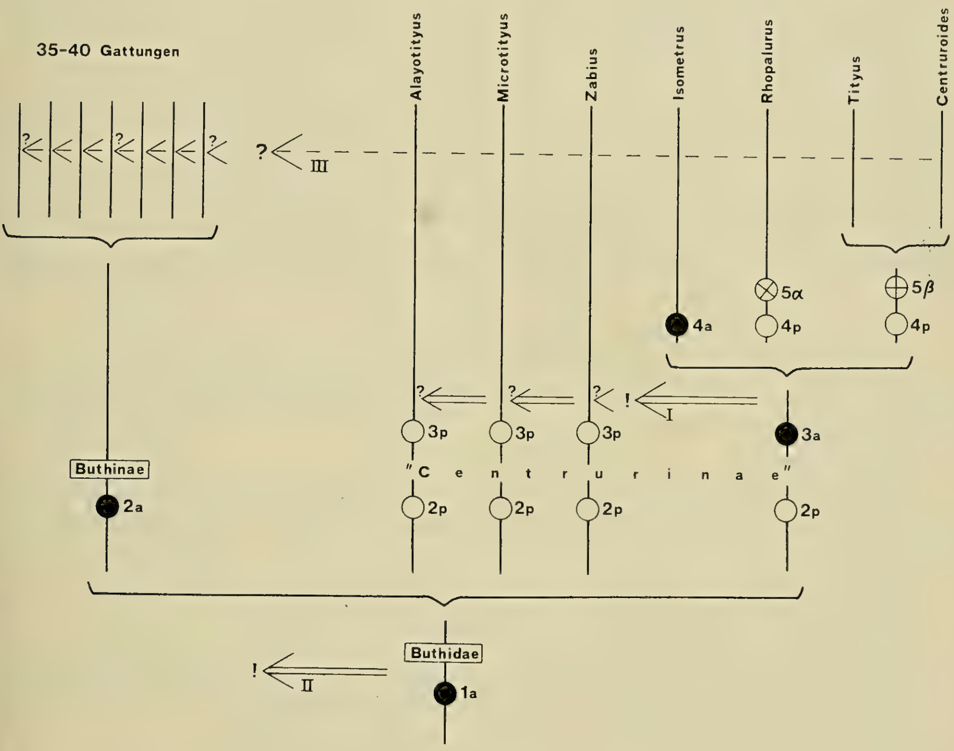


Abb. 10. Provisorisches Dendrogramm der Familie Buthidae zur Erläuterung einiger Rückschlüsse, die an Hand der fossilen Skorpione möglich sind. — Merkmal 1: Trichobothrien-Taxie vom Typ A (synapomorph = a). Merkmal 2: Tarsalsporne vorhanden (a); Tarsalsporne fehlen (plesiomorph = p). Merkmal 3: d_2 des Pedipalpen-Femur nach intern gewandert, Femur orthobothriotaktisch (a); d_2 des Femur fehlt, Femur neobothriotaktisch (p). Merkmal 4: Nebenzähne der Chela basal reduziert (a); Nebenzähne von distal bis basal gleichartig (p). Merkmal 5: Trichobothrium *db* der Chela zwischen *et* und *est* (unklare Wertung der Entwicklungsrichtung = α); *db* auf dem Niveau von *et* (unklare Wertung = β). — Diskussion vgl. Kap. 3.

Rezenten nur ausschnittsweise oder ungenau dokumentiert sind. Während es normalerweise unzureichende Erhaltung der Fossilien ist, die die Möglichkeit phylogenetischer Rückschlüsse einschränkt, ist es im vorliegenden Fall der ausgezeichnet erhaltenen Bernsteinfossilien gerade umgekehrt: der schlechte Bearbeitungsstand der Rezenten schränkt hier die Aussagemöglichkeiten ein. Dabei soll jedoch nicht verschwiegen werden, daß die phylogenetische Untersuchung der Rezenten, d. h. auch die Synapomorphien-Suche, durch die weitaus höhere Artenzahl gegenüber Fossilfunden sehr zeitraubend ist.

Fußend auf Untersuchungen rezenten Materials von Kraepelin (1899), Stahnke (1972) und Vachon (1973, 1977) habe ich den Versuch gemacht, ein erstes provisorisches Dendrogramm der Familie Buthidae (mit Schwerpunkt bei den neuweltlichen „Centrurinae") zu entwerfen (Abb. 10). In diesem Dendrogramm stecken noch zahlreiche Unsicherheiten, die im Diagramm auch zum Ausdruck kommen.

Ungewiß bleibt vor allem die Zuordnung von *Plesiobuthus,* bei dem die Tarsalsporne (Merkmal 2) fehlen, der jedoch wegen anderer Merkmale wohl sicher zu den Buthinae gehört. Möglicherweise sind die Tarsalsporne sekundär verloren gegangen. — Bei der Buthinae-Gattung *Babycurus* ist das Trichobothrium d_2 des Pedipalpen-Femur ausnahmsweise nach intern gewandert (Merkmal 3), damit entsprechen die Verhältnisse denen der Gruppe *Isometrus*+*Rhopalurus*+*Tityus*+*Centruroides* (*IRTC*). Als Erklärungsmöglichkeit bietet sich auch hier eine adaptive Veränderung an, andernfalls wäre die Internwanderung von d_2 bei *IRTC* keine Synapomorphie.

Zur Klärung und Richtigstellung sind weitergehende Untersuchungen, auch in den Nachbargruppen, nötig. Das Verzweigungsschema soll die mögliche phylogenetische Stellung der beiden Inklusen anschaulich demonstrieren; es repräsentiert keine gesicherte Erkenntnis, sondern will eher zu weiteren Studien in dieser Richtung anregen.

Der Fund der fossilen Skorpione bringt nun zusätzlich einen Zeitfaktor in das ausschließlich an Rezenten entwickelte Dendrogramm und ermöglicht folgende Aussagen:

1. Die Familie Buthidae war im Tertiär in Mittelamerika verbreitet, wo sie unter anderem auch heute noch vorkommt.
2. Die Gattung(en) *Tityus* und/oder *Centruroides* — als Stammgruppen oder *Gruppe — war(en) bereits im Tertiär wenigstens in Mittelamerika verbreitet, wo sie unter anderem auch heute noch leben.
3. Die Fossilien besitzen eine Synapomorphie (Merkmal 3a) der Gruppe *Isometrus*+*Rhopalurus*+*Tityus*+*Centruroides,* folglich muß deren Schwestergruppe (in Frage kommt irgendeine noch zu ermittelnde Gruppierung der Gattungen *Alayotityus, Microtityus, Zabius*) gleichzeitig dort gelebt haben und ist noch im Dominikanischen Bernstein zu erwarten (Pfeil I in Abb. 10).
4. Die Fossilien besitzen eine Synapomorphie der Buthidae (Merkmal 1a), deshalb muß die noch festzustellende Schwestergruppe dieser Familie gleichzeitig dort existiert haben; diese ist folglich noch im Dominikanischen Bernstein zu erwarten (Pfeil II in Abb. 10).
5. Eine Synapomorphie der „Centrurinae" (rezent fast nur in Amerika) ist noch unbekannt und deshalb das Vorhandensein bzw. Fehlen auch nicht am Fossil überprüfbar. Folglich ist die gleichzeitige Existenz der Buthinae (rezent fast nur in Eurasien/Afrika/Australien) im Tertiär Mittelamerikas noch fraglich (Pfeil III in Abb. 10).

4. Anhang: Postabdomen eines größeren Skorpions

Es soll an dieser Stelle die Gelegenheit genutzt werden, einen weiteren fossilen Skorpion aus Dominikanischem Bernstein vorzustellen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: SMNS Inv.-Nr. Do-2981-W-1). Leider ist von dieser Inkluse nur das Postabdomen (= Schwanz) erhalten, so daß keine taxonomischen und stammesgeschichtlichen Rückschlüsse möglich sind. Es handelt sich um ein größeres Tier: die gesamte Schwanzlänge einschließlich Giftstachel beträgt 10,5 mm, woraus sich eine Gesamtkörperlänge von etwa 25 mm abschätzen läßt.

Postabdomen (Abb. 11). — Segmente I—V nach caudad an Länge zunehmend, das V. nicht auffallend länger als das IV. (vgl. Maße). Segmente I—IV mit den üblichen 10 Kielen; diese Kiele annähernd gleich gezähnt. Dorsalfläche eingesenkt, aber ohne Furche. Segment V mit nur 7 Kielen, die Zähnung der Kiele ähnlich derjenigen der basalen Segmente. Oberfläche zwischen den Kielen auf allen Segmenten mit körniger Mikroskulptur und schwachen Querrunzeln.

Telson (Abb. 11). — Telson mit Giftstachel so lang wie Segment V, Giftstachel so lang wie die Blase. Ventraler Nebenstachel etwa ein Drittel so lang wie der Hauptstachel.

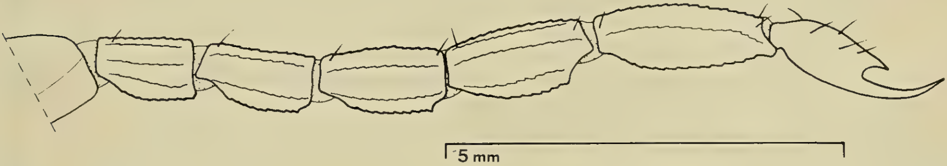


Abb. 11. Unbestimmtes Postabdomen eines Skorpions im Dominikanischen Bernstein von lateral.

Maße (mm; L: Länge; B: Breite)

Postabdomen: L ohne Telson: 8,25
Segment-I-L: 1,25
Segment-II-L: 1,35
Segment-III-L: 1,60
Segment-IV-L: 1,85
Segment-V-L: 2,20
Telson-L mit Stachel: 2,20

Relative Längenverhältnisse der Postabdomen-Segmente I—V (Länge des Segmentes V = 1):

„Schwanz“ :	0,57 —	0,61 —	0,73 —	0,84 —	1,00 —	1,00
Centruroides beynai :	0,54 —	0,68 —	0,73 —	0,80 —	1,00 —	0,95
Tityus ambarensis n. sp. :	0,41 —	0,47 —	0,59 —	0,71 —	1,00 —	0,95

Vergleicht man die Längenverhältnisse der einzelnen Segmente des Postabdomen von allen drei bekannten Skorpionen aus Dominikanischem Bernstein miteinander, so erkennt man eine ungefähre Übereinstimmung der Werte von *Centruroides beynai* mit denen des isolierten Skorpion-Schwanzes. Dies ist ein schwaches Indiz für eine eventuelle Konspezifität beider Funde; Voraussetzung für diese Annahme wäre ein lineares Wachstum der einzelnen Postabdomen-

Segmente im Laufe der Embryonalentwicklung, denn beide Inklusen stellen wegen unterschiedlicher absoluter Maße verschiedene Larval-Stadien dar. Eine Art-Identität des Schwanzes mit *Tityus ambarensis* n. sp. ist ganz unwahrscheinlich: Neben den signifikant unterschiedlichen Längenverhältnissen der Postabdomen-Segmente fehlt dem isolierten Schwanz auch der markante Tuberkel am ventralen Nebenstachel.

5. Literatur

Francke, O. F. & Wagner, F. W. (1978): The identity of *Tityus macrurus* Koch (Arachnida, Scorpionida, Buthidae). — J. Arachnol., **6**: 159—160; Lubbock/Texas.

Hennig, W. (1969): Kritische Betrachtungen über die phylogenetische Bedeutung von Bernsteinfossilien: Die Gattungen *Proplatypygus* (Diptera, Bombyliidae) und *Palaeopsylla* (Siphonaptera). — Mem. Soc. ent. Ital., **48**: 57—67; Genova.

Holl, F. (1829): Handbuch der Petrefactenkunde. 489 S.; Dresden (Hilscher).

Kraepelin, K. (1899): Scorpiones et Pedipalpi. — *In*: Schulze, F.: Das Tierreich, **8**: 1—265; Berlin (Friedländer).

Lourenco, W. R. (1979): Le scorpion Buthidae: *Tityus mattogrossensis* Borelli, 1901 (Morphologie, écologie, biologie et développement postembryonnaire). — Bull. Mus. natn. Hist. nat., 4, **1**: 95—117; Paris.

— (1980): Contribution à la connaissance systématique des scorpions appartenant au „complexe“ *Tityus trivittatus* Kraepelin, 1898 (Buthidae). — Bull. Mus. natn. Hist. nat., 4, **2**: 793—843; Paris.

Mello-Leitao, C. (1939): Revisão do gênero *Tityus* Koch. — Physis, **17**: 57—76; Buenos Aires.

Menge, A. (1869): Über einen Scorpion und zwei Spinnen im Bernstein. — Schr. naturwiss. Ges. Danzig, N.S., **2**: 1—9; Danzig.

Schawaller, W. (1979): Erstnachweis eines Skorpions in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionida). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **45**, 15 S.; Stuttgart.

Schlee, D. (1980): Bernstein-Raritäten. Farben, Strukturen, Fossilien, Handwerk. 88 S., 145 Farbfotos; Stuttgart (Staatl. Museum für Naturkunde).

— & Glöckner, W. (1978): Bernstein. — Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **8**, 72 S., 16 Farbtafeln; Stuttgart.

Stahnke, H. L. (1972): A key to the genera of Buthidae (Scorpionida). — Ent. News, **83**: 121—133; Philadelphia.

Vachon, M. (1973): Étude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de Scorpions (Arachnides). 1. La trichobothriotaxie en Arachnologie. Sigles trichobothriaux et types de trichobothriotaxie chez les Scorpions. — Bull. Mus. natn. Hist. nat., 3, **140**: 857—958; Paris.

— (1977): Contribution à l'étude des scorpions Buthidae du Nouveau Monde. I. Complément à la connaissance de *Microtityus rickyi* KJ.-W. 1956 de l'île de la Trinité. II. Description d'une nouvelle espèce et d'un nouveau genre mexicains: *Darchenia bernadettae*. III. Clé de détermination des genres de Buthidae du Nouveau Monde. — Acta Biol. Venez., **9**: 283—302; Caracas.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. Schawaller, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 83	19 S.	Stuttgart, 10. 5. 1982

Pinus aurimontana n. sp. — eine neue Kiefernart aus dem Jungtertiär des Goldbergs (Ries)

Pinus aurimontana n. sp. — a new species of *Pinus* Linné from the Neogene of the Goldberg (Ries)

Von Hans-Joachim Gregor

Mit 3 Tafeln und 3 Abbildungen

Summary

From the phytogenic limestones of the Goldberg in the famous Ries crater cones and seeds of a new species of *Pinus*, *Pinus aurimontana* n. sp., are described. They are preserved as moulds; for studies there were made casts of silicone rubber.

The stratigraphical age is Upper Badenian to Lower Sarmatian (Middle Miocene).

The species can be compared with the Recent *Pinus clausa* Vasey from SE North-America (Florida, Alabama, Coast of Gulf of Mexico). A palecological reconstruction is based on this Recent species: the fossil pines grew on the limestone hill of the Goldberg, surrounded by a rich mesophytic forest around the Ries crater.

The climate at the time of *Pinus aurimontana* was humid and warmtemperate (Cfa- or Virginia-climate).

Zusammenfassung

Aus dem Sinterkalk vom Goldberg im Ries werden Negativabdrücke von Zapfen einer Kiefer beschrieben, die einer neuen Art, *Pinus aurimontana* n. sp., angehören.

Das stratigraphische Alter der Fossilien ist Ober-Badenium bis Unter-Sarmatium. Mit Sicherheit sind die Zapfen postriesisch, da die Sinterkalke des Goldbergs nach dem Einschlag des Riesmeteoriten gebildet wurden.

Aufgrund der Ähnlichkeit der fossilen Zapfen mit denen der rezenten Art *Pinus clausa* Vasey aus dem südöstlichen Nord-Amerika läßt sich auf die palökologischen Verhältnisse der damaligen Zeit schließen. Danach war das Klima zur Zeit von *Pinus aurimontana* humid und warmtemperiert (subtropisches Cfa-Klima); die Begleitvegetation bestand aus „Mixed-mesophytic-forests“ mit *Gleditsia, Sapindus, Quercus, Celtis, Cinnamomum* und zahlreichen anderen Pflanzengattungen.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Fundort und Geologie 2
3. *Pinus aurimontana* n. sp. 3
4. Fossilvergleiche 5

SMITHSONIAN
MAY 1 0 1983
LIBRARIES

5. Rezentvergleiche 6
6. Pflanzensoziologie 6
7. Geographie und Ökologie 7
8. Klimatologie 9
9. Literatur 10

1. Einleitung

Bei der Durchsicht von Beständen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart wurden Sinterkalk-Handstücke vom Goldberg im Ries gefunden. Sie stammen aus verschiedenen älteren Aufsammlungen: Coll. SCHWARZ (Bopfingen), Coll. SCHIERZ (Stuttgart), Coll. KRANZ (Stuttgart), Coll. BUCK 1937, Coll. BÄCHTLE 1937 (Stuttgart), Coll. HONEGGER 1928 (Esslingen).

Alle Handstücke zeigen sehr schön erhaltene Hohlformen von Kiefernzapfen in allen Stadien der Abrollung, der Abrasion und des Verbisses durch Kleinsäuger. Diese Negative wurden nun dankenswerterweise von Präparator D. HAGMANN mit Silikon-Kautschuk ausgegossen. An diesen Ausgüssen konnten dann alle Feinheiten der ehemaligen Zapfen studiert werden.

Rezentvergleiche ließen sich im Herbarium der Bayer. Botanischen Staatssammlung in München und des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart durchführen. Beiden Institutionen sage ich hierfür meinen Dank.

Meinem Kollegen E. P. J. HEIZMANN (Stuttgart) verdanke ich Hinweise zur Literatur und fossilen Fauna des Goldberges und benachbarter Fundorte.

Meinem langjährigen Freund und Riesexperten R. BOLTEN (z. Z. Söcking) danke ich herzlich für freundschaftliche Diskussionen zum Thema Ries und Goldberg, sowie für die Überprüfung der Rekonstruktionszeichnung, die meine Frau Uta mit großer Geduld und Hingabe vorgenommen hat.

2. Fundort und Geologie

Der Goldberg liegt am Westrand des Rieses und stellt einen „postriesischen" Fremdkörper im umgebenden Sediment (Tonmergel) dar. Der Hügel besteht aus phytogenen Kalken und Sinterkalken und bildete sich durch aufsteigende Wässer unter Kalkausfällung. Dabei wurde eine Reihe organischer Reste mit eingesintert, so die hier beschriebenen Zapfen von *Pinus aurimontana,* viele Gastropoden, Characeenstengel, Ast- und Stammreste und Blätter. Auch Knochen, Vogeleier, Zähne u. a. findet man in den Kalken (vgl. SEEMANN, 1941 und BOLTEN, 1977).

SCHOLL (1960) berichtet über eine vergleichbare subrezente Situation in den USA, etwa 30000 Jahre alte Kalkstotzen vom Searles Lake. Über Fauna und Flora dieser Sinterkalke ist leider fast nichts bekannt geworden.

BOLTEN hat (1970: 80) recht anschaulich beschrieben, wie sich im Ries-See durch Absatz von Sinterkalk unter Beteiligung von Algen kleine Inseln gebildet haben. Eine davon war der Goldberg. Diese Inseln waren mit einer artenreichen Vogel- und Kleinsäugerwelt und einer dagegen vergleichsweise armen Vegetation ausgestattet.

Stratigraphisch sind die Kalke des Goldberges ins Ober-Badenium bzw. das Unter-Sarmatium zu stellen. Auf jeden Fall ist das Sediment jünger als 14,6 ± 0,6 Mio. Jahre (vgl. Geologica Bavaria 75, 1977), dem Zeitpunkt des Meteoriteneinschlags. Die von BOLTEN (1977) bereits erwähnten Knochenfunde aus Spalte 10 am Goldberg werden in Säugerzone MN 6 eingestuft, sind also stratigraphisch älter als die Funde aus dem Steinheimer Becken (Zone MN 7, vgl. FAHLBUSCH, 1976, Tab. 1).

Zur Ökologie und Genese des umgebenden Ries-Sees vergleiche man die Arbeit über die Diatomeen aus dem Ries-Profil von SCHAUDERNA, 1981. Zur reichen Fauna in und um den Ries-See sei hier auf BOLTEN (1977) und DEHM et al. (1977) verwiesen (siehe auch SEEMANN, 1941).

3. *Pinus aurimontana* n. sp.

Taf. 1—3, Abb. 1 A—G

Holotypus: P 1053/3 a; Taf. 1, Fig. 1, Taf. 2, Fig. 1 (Handstück).

Isotypen: P 1051/1—3; P 1052/1—12; P 1053/1—2, 3b, c; P 1064; P 1102; P 1103; P 1223/1—4.

Aufbewahrung: Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart.

Locus typicus: Goldberg im Ries; vermutlich Südseite des Kalkstotzens.

Stratum typicum: Phytogene Kalke und Sinter-Kalke des Mittel-Miozän (Ober-Badenium bis Unter-Sarmatium), Säugetierzone MN 6 (MN 7 ist nicht völlig auszuschließen).

Derivatio nominis: aurum = Gold, mons = Berg.

Diagnose: Zapfen breitoval bis gedrungen spindelförmig und relativ klein. Apophysen an der Basis des Zapfens klein, der Mitte zu größer werdend und an der Spitze wiederum kleiner. Alle Apophysenfelder sind polygonal und haben einen deutlichen rhombischen Mittelteil, sind ohne Mucro (Dorn) und ziemlich glatt, aber mit einer leichten Andeutung einer radialen Riefung um das Mucrofeld. Zapfenbasis gerundet mit kleinem Stiel (bis 10 mm lang). Samen weizenkornförmig, dorsoventral abgeflacht, basal sehr spitz, apikal gerundet.

Zapfengröße: Länge 30—45 mm; Dicke 20—27 mm.

Samengröße: Länge ca. 6,5 mm; Breite ca. 3,0 mm; Dicke ca. 2,0 mm (immer ohne Flügel).

Bei den Fossilien handelt es sich um überwiegend reife, aber immer geschlossene Zapfen mit voll ausgebildeten Samen in situ. Fast alle Zapfen zeigen Abroll- und Abrasions-Spuren, die wohl auf strömendes Wasser zurückzuführen sind. Diese Destruktionen machen sich vor allem an den Apophysen bemerkbar, die teils noch feine Strukturen zeigen, teils auch völlig glatt geschliffen sind oder schon ganz fehlen (vgl. Taf. 1, Fig. 1a, b, Textabb. 1 A—C), so daß nur noch die Schuppenansätze zu sehen sind. Manche Zapfen sind auf einer Seite sehr gut erhalten, was auf rasche partielle Einbettung hinweist.

An den Ausgüssen lassen sich auch noch freigelegte Samen in situ studieren. Einige sind ausgefallen, dann sind die leeren Samenfächer erhalten. Es liegen aber auch Abdrücke von Samen vor, die erst später verwest sind. Diese ergeben Anhaltspunkte über den morphologischen Bau. Leider fanden sich bei den Samen niemals Flügelreste (vgl. Abb. 1 G—H).

Ein gewisses Problem stellen die Abschliff- und Abrasions-Spuren an den Zapfen insofern dar, als solche Erscheinungen eigentlich nur aus Ablagerungen mit Sanden o. ä. bekannt sind. Da solche aber fehlen, muß angenommen werden, daß das kalkreiche Wasser ähnliche Erscheinungen verursacht, vermutlich beim Transport der Zapfen über rauhe Kalkflächen hinweg (vgl. Abb. 1 A—C). Es ist nicht auszuschließen, daß Nager eine gewisse Vorarbeit dafür geleistet haben (vgl. z. B. Taf. 1, Fig. 3b).

Manche Zapfen zeigen nämlich deutliche Nagespuren, die ohne Zweifel von Kleinsäugern stammen. Es kommen dabei besonders eichhörnchen- und mausartige Tiere in Frage (Cricetiden, Sciuriden, Gliriden etc.), wie sie in großer Zahl am Goldberg in den Spalten gefunden wurden (vgl. BOLTEN, 1977: 76). Wie BANG & DAHLSTRÖM (1972: 117) gezeigt haben, lassen sich beim Abknabbern von Zapfen sogenannte Rechts- und Links-Eichhörnchen unterscheiden, ja nachdem wie die Tiere die Zapfen in die Pfoten nehmen. Bei den Vertretern der oben genannten fossilen Tiergruppen ließen sich sicherlich ähnliche Unterschiede finden, allerdings müßten hier weitere Studien gemacht werden (vgl. SCHMIDT, SCHÜRMANN & TEICHMÜLLER 1958). Es werden zur Verdeutlichung einige unterschiedliche Nagespuren an Zapfen dargestellt (vgl. Taf. 1, Fig. 3, 9, 11).

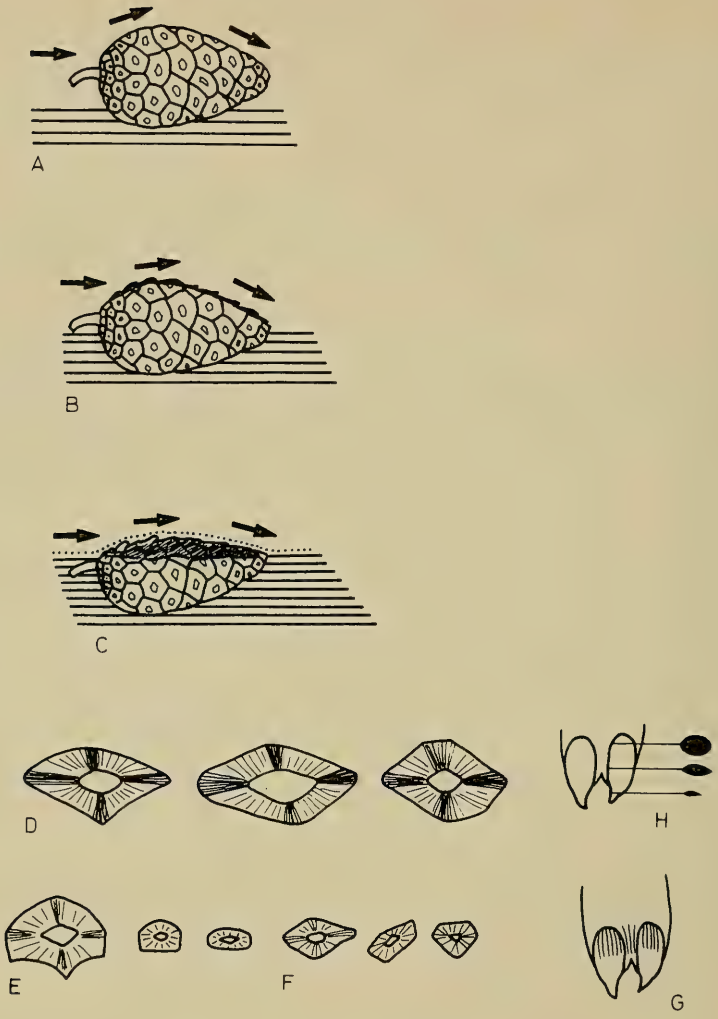


Abb. 1. A—C: Einbettungs- und Abrasionsvorgänge bei Zapfen von *Pinus aurimontana* n. sp.
- A: Zapfen auf Sinterkalk liegend, ganz frisch; vom Wasser umsprudelt (schwarze Pfeile).
- B: Zapfen basal eingesintert; Oberfläche der Schuppen leicht abgelöst (durch strömendes Wasser).
- C: Zapfen fast eingesintert; obere Schuppen samt Apophysen zerstört, Samen z. T. freiliegend. Gepunktete Linie deutet einhüllende Sinterschicht an.

D—F: Form der Apophysen an verschiedenen Stellen der Zapfen von *Pinus aurimontana* n. sp.
- D: aus dem Mittelteil;
- E: aus dem Spitzenteil;
- F: aus dem basalen Kranz.

G—H: Samenfach-Ausfüllungen von *Pinus aurimontana* n. sp.
- G: von außen gesehen, mit geriefter Wand;
- H: von innen gesehen (mit Querschnitten).

Zur Erhaltung sei bemerkt, daß bei den Negativen oftmals die Seite mit den gut erhaltenen Apophysen mit winzigen Kalkspatkristallen besetzt ist, während die abgeschliffenen Seiten aus reinem Kalksinter bestehen (vgl. Taf. 1, Fig. 12).

4. Fossilvergleiche

Im europäischen Tertiär findet sich eine sehr große Anzahl fossiler Kiefernarten. Die meisten davon haben viel größere Zapfen als im vorliegenden Fall und weisen zudem meist dornige Apophysenfelder auf. Alle diese Arten scheiden damit für einen Vergleich mit unseren Fossilien aus.

Für Vergleiche bleiben nur wenige Formen übrig, die einige morphologische Ähnlichkeit mit unserer *Pinus aurimontana* zeigen. Freilich weisen auch diese mehr oder weniger deutliche Unterschiede zu unserer fossilen Form auf. So sind z. B. viele stiellos, haben größere basale Apophysen oder weichen in der äußeren Form der Zapfen ab.

KILPPER beschreibt (1968: 215) eine neue *Pinus*-Art, *P.parabrevis,* die große Ähnlichkeit mit unserer fossilen Form hat, aber größere Zapfen aufweist. Auch die basalen Apophysen (ohne Mucro) sind größer, ebenso wie die apikalen. Als rezente Vergleichsform nennt der Autor *Pinus mugo* TURRA.

Pinus brevis LUDWIG, von SCHLOEMER-JÄGER (1960: 234—237) erschöpfend dargestellt, paßt ebenfalls nur bedingt zu unseren Fossilien. Im Vergleich mit *P.aurimontana* sind hier die basalen Apophysen zu groß, und der Zapfen ist massiger; lediglich ein vergleichbarer Stiel liegt vor. Als rezente Vergleichsform kommt nach dieser Autorin *P.montana* MILL. (bzw. var. *pumilio* WILLK.) in Frage.

Die in tertiären Ablagerungen überaus häufige *Pinus thomasiana* (GOEPP.) REICHENB. wird von SCHLOEMER-JÄGER (1960: 231) mit den rezenten *P. nigra* ARN. und *P. halepensis* MILL. in Verbindung gebracht. Auch diese fossile Art unterscheidet sich in Details von *P. aurimontana,* u. a. hat sie viel größere Zapfen. Die von GORBUNOV (1958: 337—352) erwähnten *Pinus*-Arten, und vor allem seine *thomasiana*-Varietäten, passen ebenfalls kaum zu unseren Fossilien vom Goldberg.

Pinus salinarum PARTSCH (vgl. ZABLOCKI, 1928: 184—186) besitzt im Vergleich mit unseren Stücken größere und dickere Zapfen, wenn auch die basalen Apophysen und deren Ausbildung ohne Mucro gut zu unserer Form passen würden. Der genannte Autor führt als rezente Vergleichsformen *P. brutia* TEN. und *P. halepensis* MILL. an.

P. polonica STUR (ZABLOCKI 1928: 182—183) hat zwar kleine Zapfen, aber basal im Vergleich zu große, wenn auch glatte Apophysenfelder. Für diese fossile Art kommt nach ZABLOCKI *Pinus massoniana* LAMB. als rezente Vergleichsform in Frage.

Die von HEER 1855: 58, 59) mitgeteilte *Pinus lardyana* von Lausanne (und anderen Fundorten) hat bedeutend längere und schmälere Zapfen. *P. saturni* UNG. (bei HEER, 1859: 160) von Le Locle ist bedingt ähnlich zu *P. aurimontana,* hat aber größere Zapfen und leicht dornig ausgebildete Apophysen. *P. patula* SCHIEDE & DEPPE aus Mexico wird von diesem Autor zum Vergleich herangezogen.

KLAUS (1977: 59—69) erwähnt fossile Reste von Aleppo-Kiefern (*Pinus halepensis* MILL.) aus dem Pannon des Wiener Beckens. Wie ein Vergleich mit rezenten Zapfen dieser Art zeigt, besteht eine starke Ähnlichkeit mit unserer *P. aurimontana.*

Somit läßt sich abschließend feststellen, daß zwar ähnliche Formen im europäischen Tertiär vorliegen, daß aber *Pinus aurimontana* in der Variationsbreite ihrer Zapfen eigenständig ist und sich deutlich von verwandten Formen abhebt.

5. Rezentvergleiche

Ein eingehender Rezentvergleich ergab nun Ähnlichkeiten unserer Zapfen mit denen heutiger Arten aus Nord-Amerika und aus Asien, welche allerdings alle nicht zu einer Identifizierung mit unserer *P. aurimontana* ausreichten. Die untersuchten Arten werden der Vollständigkeit halber hier kurz aufgeführt:

Pinus halepensis MILL. (p.p.): Mittelmeergebiet
Pinus inops AIT. (= *P. virginiana* MILL.): Ost-Staaten der USA
Pinus contorta LONDON: nördliches Nord-Amerika, geht bis Florida
Pinus pinea L.: Mittelmeergebiet (wärmebedürftige Form)
Pinus brutia TEN. (= *P. halepensis* TEN. var. *brutia* ELWES): östliches Mittelmeergebiet
Pinus taiwanensis HAYATA: Formosa
Pinus luchuensis MAYR: Liu-Kiu, Süd-Japan
Pinus serotina MICHX. (= *P. rigida* MILL. var. *serotina* LOUD.): als „pond-pine" an Feuchtfazies gebunden — sehr ähnlich unserer Form! Nord-Amerika
Pinus massoniana LAMB.: wärmere Gebiete von W- und S-Kwangsi, China
Pinus densiflora S. & Z.: Zentral-Japan (Hondo)
Pinus leiophylla SCHLECHT & CHAM.: SW der Vereinigten Staaten

Zu allen genannten Arten vergleiche man GAUSSEN, 1960—1967; USDAs Handbook 450, 1974; SARGENT, 1965; LITTLE & CRITCHFIELD, 1969; FITSCHEN, 1930; Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Bd. 7, 1978; Iconographia Cormophytorum Sinicorum Bd. 1, 1972.

Ähnlicher als alle eben genannten Arten ist die rezente Form *Pinus clausa* VASEY (= *Pinus virginiana* MILL. var. *clausa* VASEY) zu unserer *Pinus aurimontana*. Die Zapfen der rezenten Art sind klein, gedrungen, haben kleine basale Apophysen, einen ähnlich kleinen Stiel und vergleichbare Samen. Diese rezente Art gehört zur Subsect. 14 — Contortae LITTLE & CRITCHFIELD (1969: 13) und wird auch „sand-pine" genannt.

6. Pflanzensoziologie

Will man die pflanzensoziologischen Aspekte einer fossilen Form verstehen, muß man erst Rezent-Untersuchungen vornehmen und diese dann mit den Gegebenheiten zur Zeit der fossilen Formen vergleichen. Es genügt dabei nicht, nur nach rezenten Vergleichsbeispielen des unmittelbaren Standorts der fossilen Form zu suchen (z. B. Wald in Hanglage, Auenwald), sondern man muß auch benachbarte Biotope in die Überlegungen mit einbeziehen, um größere Sicherheit bei der Interpretation zu erreichen.

Im vorliegenden Fall wird der Standort der fossilen *P. aurimontana* mit demjenigen der rezenten *P. clausa* verglichen. Die rezente *Pinus clausa* ist primär vergesellschaftet mit einer „White-red-Jack pine"-Assoziation (*Pinus strobus, P. resinosa, P. banksiana*) bzw. teilweise mit einer „Longleaf-slash pine"-Assoziation (*Pinus palustris, P. elliottii*, vgl. für beide Fälle LITTLE, 1971: Overlay 7). Weiterhin finden sich in den Formationen, in denen *P. clausa* wächst („Dune-" und „Pine Barren-Formations" von Zentral-Florida, der Küste Floridas und S-Alabamas, oft als „scrub-flora", vgl. HARSHBERGER, 1978: 435, 438, 445), folgende Pflanzenarten vergesellschaftet:

Pinus palustris, P. taeda, P. serotina, P. mitis, Quercus Catesbaei, Qu. cinerea, Qu. falcata, Qu. virginiana, Smilax Beyrichii, Bumelia lanuginosa, Persea humilis, Celtis occidentalis, Aristida stricta, Ruppia maritima u. v. a. KNAPP ergänzt die Liste mit *Quercus myrtifolia, Osmanthus, Vitis* etc. aus den Sandkiefer-Buschwäldern Floridas (1965: 62).

Bei unserer miozänen Vergesellschaftung müssen wir nun die Standorte und die Gesamtkomposition der Vegetation auch über größere Gebiete hinweg (Molasse, Schwäbische Alb) in Betracht ziehen und mit den rezenten Gegebenheiten vergleichen. Dabei können Floren verschiedener, etwa gleichalter Fundpunkte in der näheren und weiteren Umgebung des Goldberges zum Vergleich herangezogen werden.

Vom Goldberg selbst sind an fossilen Pflanzenresten bekannt geworden: die neue *Pinus aurimontana, Celtis lacunosa,* Characeen sowie *Gleditsia* sp. (Blättchen: Staatl. Mus. Naturk. Stuttgart, Inv.-Nr. 1223/5) (vgl. zu allem BOLTEN, 1977). Die wenigen *Gleditsia*-Reste weisen auf ein von dem der *Pinus aurimontana* verschiedenen Biotop in der Umgebung hin, aus dem die Art auf die Inseln verschleppt worden ist. Denn auch die rezente *Gleditsia aquatica* ist in einem zu dem von *Pinus clausa* benachbarten Biotop anzutreffen (Näheres hierüber siehe GREGOR & HANTKE, 1980).

Aus den Ries-See-Ablagerungen sind erwähnt worden (nach BOLTEN, GALL & JUNG, 1976; JUNG, 1977; BOLTEN, 1977: 51, 52, 75; GREGOR, 1977, 1982: 74): *Ruppia* div. sp., *Cladiocarya trebovensis, Zanthoxylum wemdingense, Glyptostrobus europaea, Acer* sp., *Catalpa microsperma, Frangula* sp., *Pinus* sp., *Gleditsia* sp., u. a.

Vom wenig entfernten Randecker Maar hat RÜFFLE (1963) eine überaus reiche Makroflora (Blätter, Früchte, Samen) mitgeteilt, darunter:

> *Ruppia maritima-miocaenica, Gleditsia knorrii, Tremophyllum integerrimum, Zelkova praelonga, Celtis bignonoides, Sapindus falcifolius, Ailanthus confucii, Cinnamomophyllum scheuchzeri, Magnolia* sp., *Populus balsamoides, Acer* div. sp., *Tetrastigmophyllum, Koelreuteria reticulata, Ulmus* sp. und weitere weniger bedeutsame.

Die ebenfalls gleichalte oder etwas jüngere Flora von der Schrotzburg (nach HANTKE, 1954) umfaßt folgende Formen:

> *Quercus mediterranea, Populus balsamoides, Ulmus longifolia, Liquidambar europaea, Cinnamomum polymorphum, Persea princeps, Gleditsia lyelliana, Sapindus falcifolius, Acer* div. sp., *Smilax sagittifera.*

Diese gleichaltrigen, nicht allzuweit vom Ries entfernten Floren enthalten auch einige asiatische Elemente (*Ailanthus, Koelreuteria, Catalpa*) aus Wäldern Chinas, die mit der oben genannten Florengemeinschaft in Nord-Amerika ökologisch vergleichbar sind — die „Mixed-mesophytic-forests" (vgl. WANG, 1961).

Aus allem Erwähnten wird deutlich, daß die Begleitvegetation der fossilen *Pinus aurimontana* sehr ähnlich der der rezenten *P. clausa* war. Dies betrifft nicht nur die rezenten Vergleichsgattungen, sondern z. T. sogar die Vergleichsarten. Die fossilen Arten und ihre rezenten Vergleichsarten sind zwar nicht identisch, aber sehr nahe miteinander verwandt, wie sich aus der morphologischen Ähnlichkeit schließen läßt.

Unsere fossile *Pinus aurimontana* war ein seltenes Florenelement am Nordrand des Molassetrogs zur Zeit der Oberen Süßwasser-Molasse. Es fällt auf, daß Koniferenreste in süddeutschen Schichten aus dieser Zeit ganz allgemein selten sind — ausgenommen die Feuchtfazies-Anzeiger *Taxodium* und *Glyptostrobus* (vgl. GREGOR, 1982: 83).

Pollenkörner von *Pinus* allerdings sind in allen Sedimenten des Mittel- und Ober-Miozäns häufig, so z. B. auch im Randecker Maar (vgl. RÜFFLE, 1963: 158) und im Ries (vgl. v. d. BRELIE, 1977: 120). Sie lassen sich verständlicherweise nicht mit bestimmten Arten der Makroflora in Zusammenhang bringen, und auch über ihre Herkunft läßt sich nichts Sicheres feststellen (vgl. dazu REIN, 1961 und MEYER, 1956).

7. Geographie und Ökologie

Die geographische Lage eines Standortes bedingt die ökologischen Gegebenheiten für die Vegetation mit. Deshalb sollen hier die geographisch-ökologischen Verhältnisse bei der fossilen *Pinus aurimontana* und der rezenten *P. clausa* untersucht und verglichen werden.

Geographisch ist die rezente Art *P. clausa* in folgenden Gebieten der USA zu finden: in Florida (Zentral- und Küstenbereich), in Süd-Alabama und am Golf von Mexico (vgl. Textabb. 2).

Als Standorte für die rezente Art sind zu nennen: „barren sand ridges" nahe Jupiter Inlet (Florida), „sandy plains" im Küstenbereich Floridas; „wind swept plains" und „stabilized dunes" am Cape San Blas (Florida); man vergleiche zu allem Sargent (1965: 28) und Little & Critchfield (1969: Karte 16).

Pinus clausa wächst also auf relativ armen Standorten, auf Sanden, auf Dünen, auf windoffenen Ebenen und auf Schotterinseln, gedeiht somit auf schlechtesten Böden (scrubflora, vgl. S. 6) unter relativ harten Bedingungen (z. B. Windverbiß, vgl. auch Fitschen, 1930: 388). Bedeutungsvoll erscheint, daß die Art unterhalb der 500-Fuß-Grenze (ca. 150 m) bleibt (Küstenregion).

Einige ökologische Daten mögen die Wuchsbedingungen von *P. clausa* näher beleuchten und die Daten der rezenten *Gleditsia aquatica* aus demselben Gebiet (vgl. Gregor & Hantke, 1980) ergänzen. Winterhärte: Zone 9; Länge der Wachstumsperiode: 270—330 Tage; jährliche Niederschläge 1000—1600 mm (im Mittel 1422 mm) (alle Daten nach Little, 1971: Overlays 2—5).

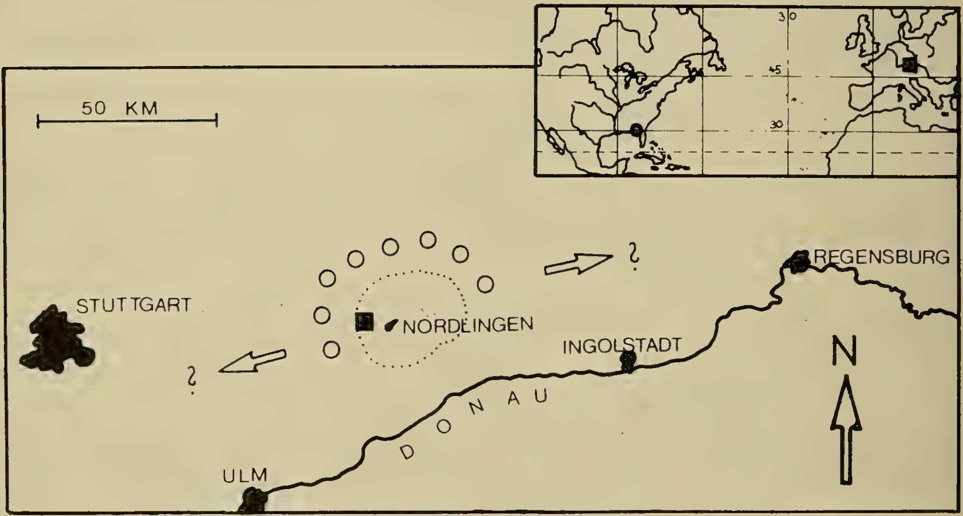


Abb. 2. Geographische Lage des Fundortes von *Pinus aurimontana* n. sp. (schwarzes Quadrat) in Europa (oben) und im Ries (Hauptkarte). Die rezente Verbreitung von *Pinus clausa* Vasey ist in der Weltkarte als schwarzer Punkt verzeichnet. Die Kreise um das Ries stellen mögliche Standorte der fossilen Art dar, die Pfeile deuten das möglicherweise regionale Vorkommen der Art auf der Alb an.

Die fossile *Pinus aurimontana* lebte nun nicht in Küstengebieten wie die rezente *P. clausa,* jedoch am Nordrand einer Niederung (Molassetrog), die einige Zeit vorher als Paratethys-Gebiet ausgebildet war. Reste dieses Paratethys-Meeres fanden sich zu der Zeit noch im Westen im Rhone-Tal und im Osten im Wiener Becken. Der Standort der fossilen Goldberg-Kiefer (Schwäbische Alb) dürfte demnach paläotopographisch unter 150 m Höhe NN gelegen haben.

Die *aurimontana*-Kiefern dürften, im Umkreis des Rieses und auf den Kalkstotzen wachsend, z. T. recht ungünstige Wuchsbedingungen vorgefunden haben. Bodenbildung war auf diesen Kalkstotzen sicherlich nicht zu erwarten, wenn auch die Verwitterung in diesem feuchten Klima in Nischen und Spalten auf den Kalkstotzen zu kleinen Arealen mit bodenähnlichem Belag geführt haben mag. Lediglich der Guano, den die reiche Vogelwelt hinterlassen hat (vgl. SEEMANN, 1941: 55), dürfte als Dünger gewirkt haben.

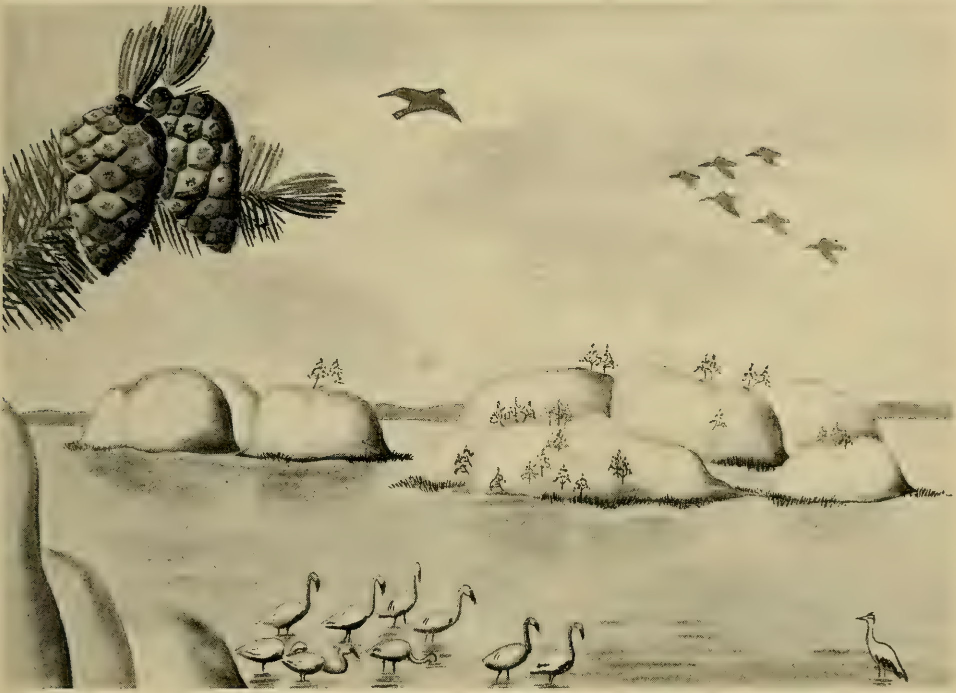


Abb. 3. Rekonstruktionszeichnung des Goldbergs zur Zeit des Ober-Badeniums (bzw. Unter-Sarmatiums). Die Stotzen aus Sinterkalk liegen in einem flachen See; im Hintergrund ist der Riesrand angedeutet. Auf den Stotzen sind Kiefern (*Pinus aurimontana*) dargestellt, im Vordergrund Flamingos, rechts ein Reiher und fliegend Gänse im Schwarm und ein Raubvogel. Links im Vordergrund hängt ein Ast mit zwei Zapfen ins Bild und vermittelt den Standort des Riesrandes, von dem aus der Blick auf die Stotzen geht. Die Stotzen sind später zusammengewachsen. Original in Aquarell von UTA GREGOR, nach Angaben von R. BOLTEN und dem Autor.

8. Klimatologie

Wie die geographische Verbreitung der rezenten *Pinus clausa* (Textabb. 2) zeigt, ist diese an ein subtropisches Klima, ein sog. Virginia-Klima* (Cfa-Klima sensu KÖPPEN, vgl. BLÜTHGEN, 1966), gebunden (vgl. dazu GREGOR, 1980: 339). Der warmgemäßigte (subtropische) Charakter des Klimas zur Zeit der Goldberg-Bildung ist bereits durch Wirbeltierfunde (Flamingos etc., vgl. SEEMANN, 1941 und BOLTEN, 1977) belegt.

Schließt man nun von den rezenten Daten von *Pinus clausa* auf diejenigen von *P. aurimontana* (unter Berücksichtigung aller weiterer Faktoren), so kommt man zu folgenden Schlüssen:

---

* In den USA wird dies sensu THORNTHWAITES als B- oder Cr-Klima bezeichnet (vgl. LITTLE, 1971; Overlay 6).

Das postriesische Klima am Goldberg und seiner unmittelbaren Umgebung (Mesoklima, vgl. GREGOR, 1982: 186) wies ein jährliches Temperaturmittel von 14—15 °C und einen jährlichen Niederschlag von 1000—1500 mm auf. Dies wird durch Daten gestützt, die seit kurzem durch ähnliche Vergleiche für die mit *P. aurimontana* zeitgleichen *Gleditsia knorrii* und *G. lyelliana* vorliegen (vgl. GREGOR & HANTKE, 1980). Auch die meisten anderen Pflanzenarten aus den Riessee-Ablagerungen (vgl. GREGOR, 1980: 344—350) geben ein ähnliches Bild des Klimas.

Ein Vergleich der Floren des Rieses und des Molasse-Beckens (vgl. GREGOR, 1982, im Druck) zeigt, daß die für das Ries im Mittelmiozän angegebenen Niederschlagsmengen (vgl. GREGOR, 1980: 351) revidiert werden müssen. Die damals genannten 350—700 mm Regen im Jahr müssen auf über 700, sicherlich bis 1000 mm erhöht werden. Somit ist selbst dieser im Vergleich zum Molasse-Becken als regenärmer anzusehende Standort als „normal-feucht" (in einem Cfa-Klima) anzusehen. Im Hinblick auf die für die zeitgleichen Molasse-Floren geforderten 1500 mm Regenmenge im Jahr (vgl. GREGOR, 1982: 191) stellen die ca. 1000 mm Regen im Ries durchaus einen Minimalwert für diesen „regenarmen" Standort dar. In diesem Bereich liegen auch die Minimalwerte für die rezente *Pinus clausa*.

Bisher wurde das Klima zur Zeit des Ries-Sees für wesentlich trockener gehalten (vgl. dazu SEEMANN, 1941: 61; JUNG, 1977: 95 und auch BERGER, 1955). Die hier aufgezeigten Befunde und auch bereits früher geäußerte Überlegungen zeigen aber, daß für diese Zeit in ganz Süd-Deutschland mit einem feuchtwarmen Klima vom Typ Cfa (Virginia-Klima) gerechnet werden muß (vgl. GREGOR, 1980: 351 und 1982: 190).

RÜFFLE hat (1963: 272, 274) in Bezug auf das benachbarte Randecker Maar nur auf den warmgemäßigten Charakter des Klimas im Mittelmiozän (früher als Obermiozän bezeichnet) hingewiesen, ohne aber nähere Daten zu nennen.

9. Literatur

BANG, P. & DAHLSTRÖM, P. (1972): Tierspuren (BLV Bestimmungsbuch). 240 S.; München.

BERGER, W. (1955): Neue Ergebnisse zur Klima- und Vegetationsgeschichte des europäischen Jungtertiärs. — Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich, **1954**: 12—29; Zürich.

BLÜTHGEN, J. (1966): Allgemeine Klimageographie. 720 S., viele Abb.; Berlin (de Gruyter).

BOLTEN, R. (1977): Die karbonatischen Ablagerungen des obermiozänen Kratersees im Nördlinger Ries. — Diss. Univ. München, 228 + XXI S., 6 Taf.; München.

BOLTEN, R., GALL, H. & JUNG, W. (1976): Die obermiozäne (sarmatische) Fossil-Lagerstätte Wemding im Nördlinger Ries (Bayern). — Geol. Bl. NO-Bayern, **26/2**: 75—94, 2 Tab.; München.

BRELIE, G. v. D. (1977): Die Pollenflora der See-Sedimente in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. — Geologica Bavarica, **75**; 111—125, 5 Tab., 2 Beil.; München.

DEHM, R., GALL, H., HÖFLING, R., JUNG, W. & MALZ, H. (1977): Die Tier- und Pflanzenreste aus den obermiozänen Riessee-Ablagerungen in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. — Geologica Bavarica, **75**: 91—109; München.

FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on Mammalian Stratigraphy of the European Tertiary. — Newsl. Stratigr., **5/2**, 3: 160—167, 1 Tab.; Berlin & Stuttgart.

FITSCHEN, J. (1930): Handbuch der Nadelholz-Kunde. 765 S., 204 Abb.; Berlin (Parey).

Flora Reipublicae Popularis Sinicae (1978): Bd. **7**. 542 S., 119 Abb.; Peking.

GAUSSEN, A. (1960): Les Gymnospermes. Bd. **1**, Partie II — 1. (Genre *Pinus*), Chapitre XI. S. 1—172, viele Abb.; Paris.

Geologica Bavarica, 75 (Hrsg.: Bayer. Geologisches Landesamt München) (1977): Ergebnisse der Ries-Forschungsbohrung 1973: Struktur des Kraters und Entwicklung des Kratersees. 470 S., 153 Abb., 38 Tab., 9 Beil.; München.

GORBUNOV, M. G. (1958): Tertiary pines (*Pinus*) of Western Siberia. — ANSSSR., Bot. J., **43/3**: 337—352, 5 Abb.; Moskau & Leningrad.

GREGOR, H.-J. (1977): *Zanthoxylum wemdingense* nov. spec. aus untersarmatischen Riessee-Ablagerungen. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 17: 249—256, 3 Abb., 1 Taf.; München.

— (1980): Ein neues Klima- und Vegetations-Modell für das untere Sarmat (Mittelmiozän) Mitteleuropas unter spezieller Berücksichtigung floristischer Gegebenheiten. — Verh. Geol. Bundesanstalt, 1979/3: 337—353, 4 Tab., 1 Kt.; Wien.

— (1982): Die jungtertiären Floren Süd-Deutschlands. Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. 278 S., 16 Taf., 34 Abb., 9 Tab., Anhang; Stuttgart (Enke).

GREGOR, H.-J. & HANTKE, R. (1980): Revision der fossilen Leguminosengattung *Podogonium* HEER (= *Gleditsia* LINNÉ) im europäischen Jungtertiär. — Feddes Rep., 91/3: 151—182, Taf. 8—12, 7 Tab., 12 Abb.; Berlin.

HANTKE, R.; 1954: Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger Fundstelle Schrotzburg (Schienerberg, Süd-Baden). — Denk-Schr. Schweiz. naturf. Ges., Abh., 80/2: 31—118, 16 Taf., 2 Tab., 4 Diagr., 2 Abb.; Zürich.

HARSHBERGER, J. W. (1978): Phytogeographical Survey of North America. 790 S., 18 Taf., 1 Kt.; New York (Hafner).

HEER, O. (1855—59): Flora Tertiaria Helvetiae. 1 (1855): 117 S., 50 Taf.; 2 (1856): 100 S., 110 Taf.; 3 (1859): 378 S., 156 Taf.; Winterthur.

Iconographia Cormophytorum Sinicorum (1972): Bd. 1. 1157 S., 1730 Fig.; Peking.

JUNG, W. (1977): siehe DEHM et al. 1977.

KILPPER, K. (1968): Koniferenzapfen aus den tertiären Deckschichten des niederrheinischen Hauptflözes. 2. Teil, Genus *Pinus* L. — Palaeontographica, B, 123/1—6: 213—220, 4 Taf.; Stuttgart.

KLAUS, W. (1977): Neue fossile Pinaceen-Reste aus dem österreichischen Jungtertiär. — Beitr. Paläont. Österr., 3: 105—127, Taf. 1, Fig. 1—2, Taf. 2; Wien.

KNAPP, R. (1965): Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. 373 S., 169 Abb., 335 Tab.; Stuttgart (Gustav Fischer).

LITTLE, E. L. Jr. (1971): Atlas of United States Trees. 1. Conifers and Important Hardwoods, 9 S., 200 Kt.; Washington.

LITTLE, E. L. & CRITCHFIELD, W. B. (1969): Subdivisions of the genus *Pinus* (Pines). — U.S. Dept. Agriculture, Forest Service, Misc. Publ. No. 1144, 51 S., 21 Kt.; Washington.

MEYER, B. L. (1956): Mikrofloristische Untersuchungen an jungtertiären Braunkohlen im östlichen Bayern. — Geologica Bavarica, 25: 100—128; München.

REIN, U. (1961): Die Möglichkeiten einer pollenstratigraphischen Gliederung des Miocän in Nordwest-Deutschland. — Meyniana, 10: 160—166, 2 Abb.; Kiel.

RÜFFLE, L. (1963): Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. — Paläont. Abh., 1/3: 139—298, Taf. 1—34, 45 Abb.; Berlin.

SARGENT, Ch. S. (1965): Manual of the trees of North America. 2 Bde. 934 S., 783 Fig.; New York (Dover).

SCHAUDERNA, H. (1981): Die Diatomeenflora aus den miozänen Seeablagerungen im Nördlinger Ries. — Diss. Univ. München, 197 S., 27 Taf.; München.

SCHLOEMER-JÄGER, A. (1960): Koniferen-Zapfen aus der niederrheinischen Bucht. — Senckenbergiana leth., 41/1—6: 209—253, 2 Taf.; Frankfurt/M.

SCHMIDT, W., SCHÜRMANN, M. & TEICHMÜLLER, M. (1958): Fraßspuren an Früchten aus dem niederrheinischen Braunkohlenwald. — Fortschr. Geol. Rheinl.-Westf., 2: 563—573, 2 Taf.; Krefeld.

SCHOLL, D. W. (1960): Pleistocene algal pinnacles at Searles Lake, California. — Sediment. Petr., 30: 414—431; Tulsa.

SEEMANN, R. (1941): Geologische und palaeofaunistische Untersuchungen am Goldberg im Ries. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, 96 (1940): 49—62, 2 Abb.; Stuttgart.

U.S.D.A. Forest Service (Hrsg.) (1974): Seeds of woody Plants in the United States. — Agriculture Handbook No. 450, 883 S., viele Abb. u. Tab.; Washington D.C.

WANG, C.-W. (1961): The Forests of China with a survey of grassland and desert vegetation. — Maria Moors Cabot Foundation Publ. Ser., 5, 313 S., 22 Tab., 78 Fig.; Cambridge/Mass.

ZABLOCKI, J. (1928): Tertiäre Flora des Salzlagers von Wieliczka, Erster Teil. — Acta Soc. Bot. Polon., 5/2: 174—208, Taf. 7—9; Warszawa.

Anschrift des Verfassers: Dr. J. Gregor, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Tafeln

Tafel 1

Pinus aurimontana n. sp., Ober-Badenium bis Unter-Sarmatium des Goldberges (Ries).

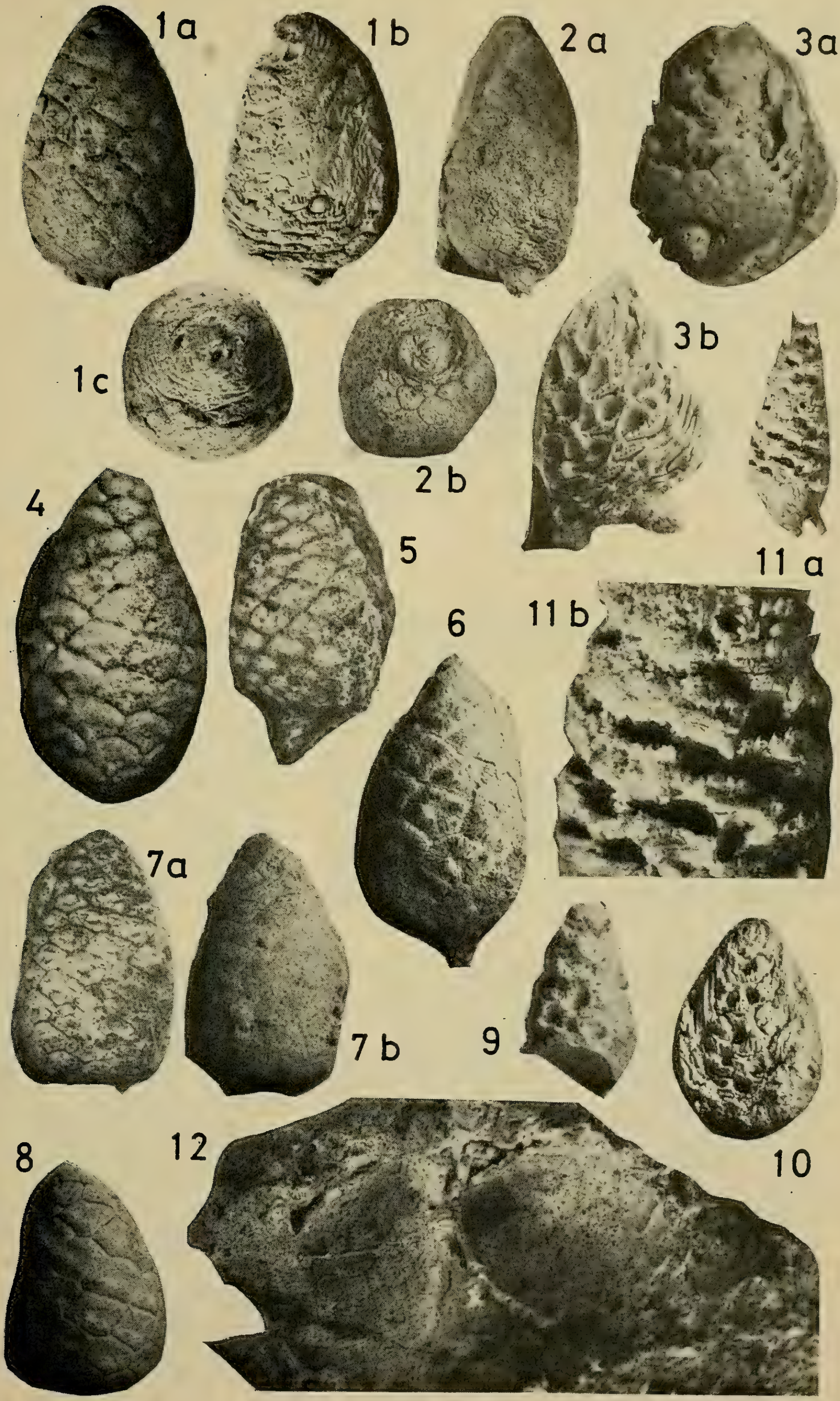
Fig. 1—3. Ausgüsse von Zapfenhöhlungen aus dem Handstück P 1053/3 (vgl. Taf. 2, Fig. 1).

- 1: Holotypus (SKA) P 1053/3a, Zapfen.
  - a: Seite mit gut erhaltenen Apophysenfeldern;
  - b: andere Seite mit abradierten Feldern und Apophysen; einige Samen stecken noch in situ (ohne Flügel), andere sind ausgefallen (apikale Samenhöhlungen);
  - c: von oben.
- 2: Isotypus (SKA) P 1053/3b, Zapfen.
  - a: Seite mit destruierter Oberfläche und basalen Apophysenfeldern;
  - b: Blick auf die basalen Schuppenfelder.
- 3: Isotypus (SKA) P 1053/3c, Zapfenspindel.
  - a: Zapfenrest mit von Kleinsäugern abgenagten Apophysen in basaler Ansicht;
  - b: Zapfenspindel, die abgenagten Schuppen zeigend, sowie die Samenfach-Höhlungen.

Fig. 4—11. Ausgüsse von verschiedenen Handstücken.

- 4: Isotypus (SKA) P 1052/2, Zapfen mit abgeschliffenen Apophysenfeldern.
- 5: Isotypus (SKA) P 1052/1, gestielter Zapfen.
- 6: Isotypus (SKA) P 1052/11, gestielter Zapfen mit sehr gut erhaltenen Schuppenfeldern.
- 7: Isotypus (SKA) P 1064, Zapfen unter verschiedener Beleuchtung, die Apophysen zeigend (a, b).
- 8: Isotypus (SKA) P 1053/1, kleiner Zapfen.
- 9: Isotypus (SKA) P 1223/2b, Zapfenspindel mit Apophysenresten, die von Kleinsäugern abgenagt wurden; Samenhöhlungen gut sichtbar.
- 10: Isotypus (SKA) P 1053/2, Zapfen mit von Kleinsäugetieren angenagten Apophysen und Samen z. T. noch in situ (Ausfüllungen).
- 11: Isotypus (SKA) P 1052/10, kleine Zapfenspindel mit von Kleinsäugern abgenagten Apophysen und den Samenhöhlungen.
  - a: Gesamtansicht;
  - b: Ausschnitt, die schräg verlaufenden Nagerand-Spuren zeigend. — x 3.

Fig. 12: Handstück aus Sinterkalk mit zwei Negativen von Zapfen; die Innenseite mit Kalkspatkriställchen besetzt. — P 1052/5.

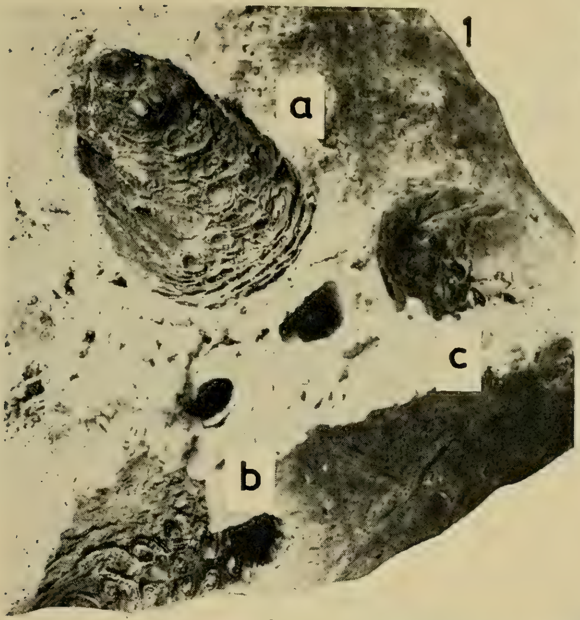

1a
1b
2a
3a
1c
2b
3b
4
5
6
11a
11b
7a
7b
9
10
8
12

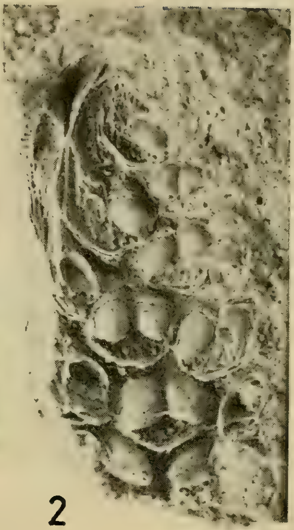
Tafel 2

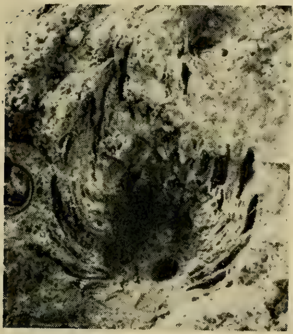
Pinus aurimontana n. sp. — Ober-Badenium bis Unter-Sarmatium vom Goldberg im Ries.

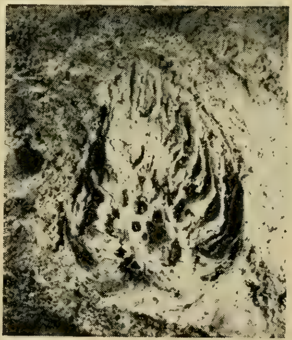
Fig. 1—6. Hohlformen der Zapfen im Sinterkalk mit Stielloch, Samenfach-Ausfüllungen und Apophysen bzw. deren Spindelansätzen.

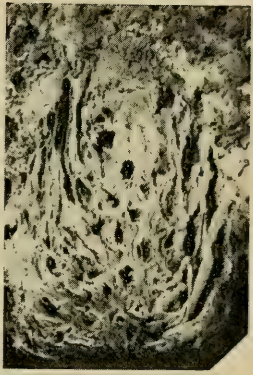
- 1: Handstück P 1053/3 mit drei Zapfen-Negativen.
  - a: P 1053/3a — Holotypus, vgl. Taf. 1, Fig. 1;
  - b: P 1053/3b — Isotypus, vgl. Taf. 1, Fig. 2;
  - c: P 1053/3c — Isotypus, vgl. Taf. 1, Fig. 3.
- 2: Äußerer Zapfenrest mit Samenfach-Ausfüllungen (je 2 pro Schuppe), die Morphologie der Samen zeigend. P 1223/2a. — x 2.
- 3: Zapfenrest mit Stielloch in Handstück P 1052/6.
- 4: Zapfenrest in Spindelansicht in Handstück P 1051/1.
- 5: Zapfenspindel mit deutlichen Apophysen in Handstück P 1103.
- 6: Handstück mit Ästchen, an dem noch zwei Zapfen mit kurzem Stiel haften P 1052/8.

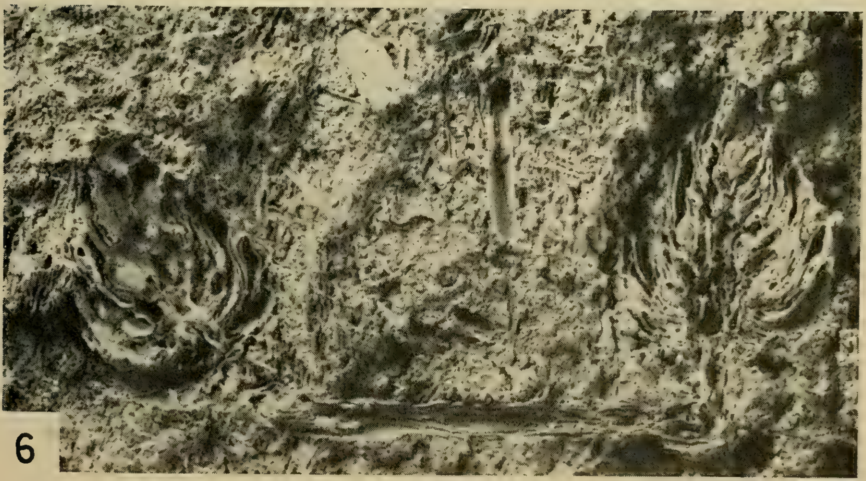

1


2


3


4


5


6

Tafel 3

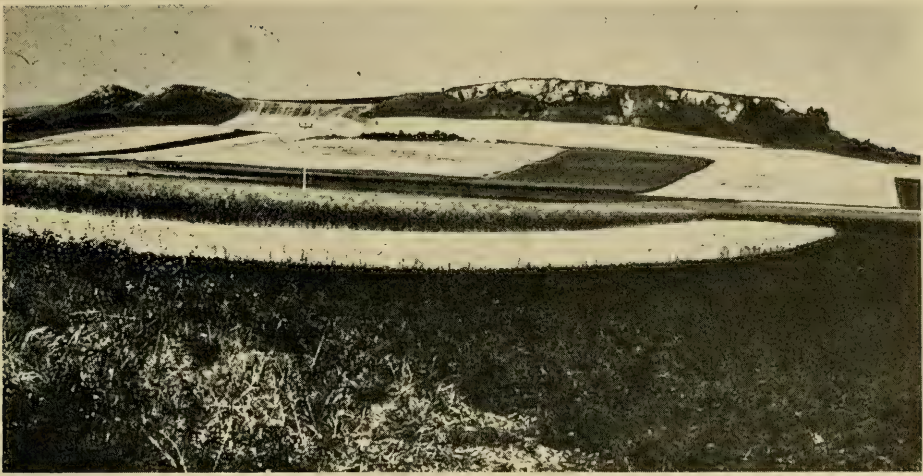
Fig. 1. Ansicht des Goldbergs im Ries von der SW-Seite. Die Fundstelle der fossilen Zapfen dürfte im linken Bildteil gelegen haben.

Fig. 2—3. Ausfüllungen von Samenfächern und Schuppen von *Pinus aurimontana* n. sp. vom Goldberg.

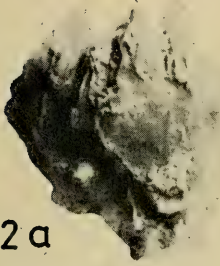
- 2: Isotypus P 1223/4a, je zwei Samen in natürlicher Lagerung auf der Schuppe. — x 2.
  - a: zwei Samenpaare, von außen gesehen;
  - b: drei Samenpaare, von innen gesehen;
  - c: vier Samenpaare, von unten gesehen.
- 3: Isotypus P 1223/4b, zwei Samenpaare mit Schuppenresten. — x 2.

Fig. 4—8. Verschiedene Querbrüche durch Zapfennegative von *Pinus aurimontana* n. sp. im Sinterkalk, die Samenfächer und Schuppenreste zeigend.

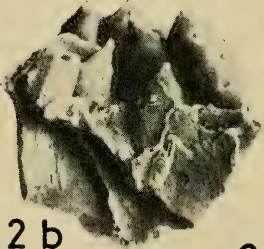
- 4: Handstück P 1051/3, Querbruch mit Samenfach-Ausfüllungen.
- 5: Handstück P 1223/1, Ansicht auf basale Spindelansatzstelle am Stiel.
- 6: Handstück P 1052/7, Querschnitt eines Zapfens im feinporösen Sinterkalk.
- 7: Handstück P 1051/2, Querbruch eines Zapfennegativs.
  - a: von oben, Samenfach-Ausfüllungen und Apophysen zeigend;
  - b: von der Seite mit abgebrochenen Schuppenresten.
- 8: Handstück P 1102, Querbruch eines Zapfen-Negativs.



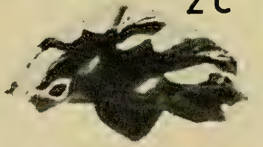
1



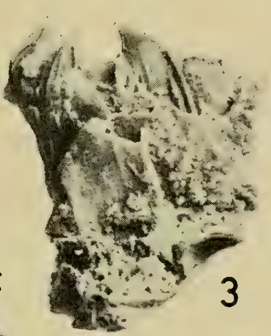
2 a



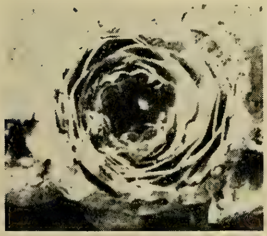
2 b



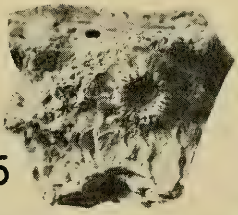
2 c



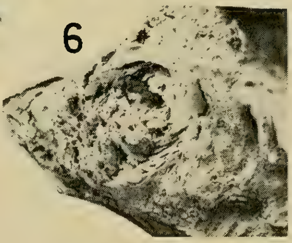
3



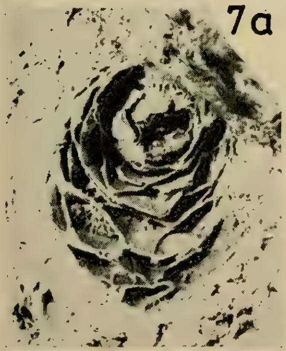
4



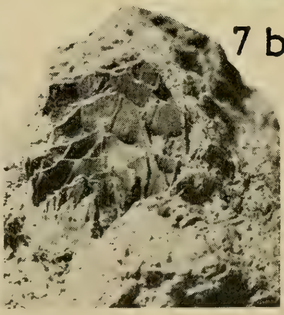
5



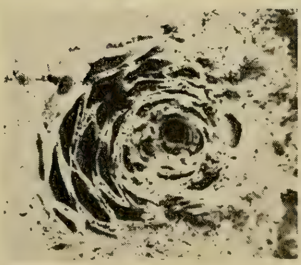
6



7a



7 b



8

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 1 0 1983

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 84	19 S.	Stuttgart, 15. 6. 1982

Zwei neue Coleoidea-Arten aus dem Posidonienschiefer (Untertoarcium) aus der Gegend von Holzmaden (Baden-Württemberg)

Two new species of Coleoidea of the „Posidonienschiefer" (Lower Toarcian) from the surroundings of Holzmaden (Baden-Württemberg)

Von Joachim Reitner und Theo Engeser, Tübingen

Mit 3 Tafeln und 6 Abbildungen

Summary

Sueviteuthis zellensis n. gen. n. sp. and *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp. are two new coleoids from Zell and Schlierbach near Holzmaden (Baden-Württemberg, South Germany). The proostracum-shape differs essentially from all known types of proostraca. It consists of two dorsal and two ventral „sticks". The two dorsal „sticks" enclose a median field in early ontogenetic stages. The proostracum may be compared with the threepart proostracum of the Phragmoteuthididae Mojsisovics 1882.

Zusammenfassung

Sueviteuthis zellensis n. gen. n. sp. und *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp., zwei neue Coleoidea-Arten, werden aus dem Posidonienschiefer (Untertoarcium) von Zell und Schlierbach (Baden-Württemberg) beschrieben. Die Form des Proostrakums der neuen Arten weicht erheblich von allen bisher bekannten Proostrakum-Typen ab. Es besteht aus zwei dorsalen und zwei ventralen „Stäben". Reste eines Mittelfeldes wurden nur in den ontogenetisch frühesten Teilen gefunden. Das Proostrakum läßt sich noch am ehesten mit dem dreiteiligen Proostrakum der Phragmoteuthididae Mojsisovics 1882 vergleichen.

Einleitung

1976 stiftete Herr E. Wiesenauer (Waiblingen) dem Geol.-Paläont. Institut und Museum in Tübingen einige seltene coleoide Cephalopoden mit erhaltenen Weichteilen aus dem Posidonienschiefer, darunter auch die hier beschriebenen neuen Formen. Weitere Exemplare überließ Herr D. Weber dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

Die Erhaltung von endocochleaten Cephalopodenresten, mit Ausnahme der Belemnitenrostren, ist immer eine große Seltenheit. Dies gilt im besonderen Maße für die Erhaltung von Weichteilen, die nur unter besonderen sedimentologischen, z. B. anaeroben Bedingungen erhaltungsfähig sind.

Dank

Der SFB 53 („Palökologie“, Tübingen) hat diese Arbeit zeitweilig finanziell unterstützt. Prof. Dr. A. Seilacher danken wir für die Überlassung des Materials des Tübinger Instituts und für seine wertvollen Diskussionsbeiträge. Dr. G. Dietl und Dr. M. Urlichs vom Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg, stellten freundlicherweise das dortige Material zur Verfügung, das Herr W. Diem präpariert hat. Herr W. Wetzel (Tübingen) hat freundlicherweise einen Teil der Photoarbeiten übernommen.

Systematik

Unterklasse Coleoidea Bather 1888

Die Ordnungs-Zugehörigkeit ist unsicher, da die Anfangskammer nicht bekannt ist (vgl. Engeser & Reitner 1981).

Familie Sueviteuthididae n. fam.

Typusgattung: *Sueviteuthis* n. gen.

Diagnose: Phragmokontragende Coleoiden mit zehn undifferenzierten und mit Häkchendoppelreihen besetzten Fangarmen. Das Proostrakum ist im wesentlichen auf zwei dorsale und zwei ventrale Stäbe (= Seitenfelder) reduziert. Ein Tintenbeutel ist vorhanden.

Gattung *Sueviteuthis* n. gen.

Typusart: *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp.

Derivatio nominis: Nach lat. Suevia = Schwaben und griech. teuthis = Tintenfisch.

Diagnose: Phragmokontragende Coleoiden mit zehn undifferenzierten Fangarmen, die mit Häkchendoppelreihen besetzt sind. Die Häkchen sind schlank, leicht gekrümmt und in ihrer Form nicht differenziert. Das Proostrakum besteht aus vier Stäben, zwei dorsalständigen und zwei ventralständigen, die sich in der Struktur unterscheiden. Im apikalen Bereich zwischen den dorsalen Seitenfeldern (= Stäbe) können sich Reste eines Mittelfeldes befinden. Ein Muskelmantel ist vorhanden, der Tintenbeutel ist relativ klein. Der Phragmokon ist brevikon, der Phragmokonwinkel ist relativ spitz. Die Septen sind engständig.

Differentialdiagnose: *Phragmoteuthis* Mojsisovics 1882 unterscheidet sich von der neuen Gattung durch die noch vollständig vorhandenen Konusfahnen und die vollständige Dorsalplatte. Die Häkchen von *Sueviteuthis* sind wesentlich schlanker als bei allen übrigen häkchentragenden Coleoiden. Der Phragmokonwinkel von *Sueviteuthis* ist kleiner als der Phragmokonwinkel von *Phragmoteuthis* und etwa gleich groß wie der von *Acanthoteuthis*. Der Tintenbeutel von *Sueviteuthis* ist wesentlich kleiner als der Tintenbeutel bei *Phragmoteuthis*.

Vorkommen und Alter: Siehe unter der Typusart.

Sueviteuthis zellensis n. gen. n. sp.

Abb. 1a, b; Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 1—3

non 1976 „*Acanthoteuthis*". — WIESENAUER, S. 603 ff.
1978 „Weichteilbelemnit". — SEILACHER & WIESENAUER, S. 147.
1979 „*Acanthoteuthis*-Typ". — RIEGRAF & REITNER, S. 300.
? 1979 „*Acanthoteuthis* (*Belemnoteuthis*) sp." — RIEGRAF & KELLER, S. 693, Abb. 2.

Holotypus: GPIT Nr. 1564/1, Abb. 1a, b.

Paratypoide: GPIT Nr. 1564/2; 1564/3; 1564/4; 1564/5; SMNS Nr. 26257; Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 1—3.

Locus typicus: Zell bei Holzmaden, Steinbruch J. FISCHER.

Stratum typicum: Posidonienschiefer, Lias epsilon II 1, „Koblenzer", Untertoarcium, obere *tenuicostatum*-Zone.

Derivatio nominis: Nach dem Fundort Zell bei Holzmaden (Baden-Württemberg).

Material: 10 Exemplare.

Diagnose: Ein coleoider Cephalopode mit zehn undifferenzierten Fangarmen, die mit Häkchendoppelreihen besetzt sind. Die Häkchen sind schlank, nicht differenziert und am distalen Ende leicht gekrümmt. Sie besitzen eine schwache Eindellung an der Basis. Das Proostrakum besteht aus vier Stäben, zwei ventralständigen und zwei dorsalständigen, die sich in der Struktur unterscheiden. Ein Mantelmuskel ist vorhanden. Er beschränkt sich auf den Proostrakumbereich. Der Tintenbeutel ist klein und birnenförmig. Der Phragmokon ist brevikon, der Phragmokonwinkel relativ spitz. Die Septen sind engständig.

Vorkommen und Alter: Bis jetzt bekannt von Zell und Schlierbach (Baden-Württemberg) und bisher nur aus dem stratum typicum mit Sicherheit nachgewiesen.

Beschreibung des Holotypus: Auf einer ca. 35×25 cm großen Posidonienschieferplatte finden sich drei phragmokontragende Coleoiden, von denen der rechte, untere als Holotypus ausgewählt wurde (Abb. 1a, b). Das Individuum ist bis auf das distale Ende des Phragmokon vollständig; es ist von der Ventralseite präpariert. Die Armkrone des Tieres ist zerfallen. Die Häkchen liegen wirr durcheinander und lassen sich nicht mehr einzelnen Armen zuordnen. Die Häkchen sind in ihrer Form gleich. Ihre Länge beträgt 2—3 mm, ihre Breite ca. 0,5 mm. Sie sind nur schwach gekrümmt, ihre Basis, d. h. der Anwachsbereich am Arm, ist nur mäßig verbreitert. Der Längen/Breiten-Index beträgt 4—6 (vgl. Abb. 2). An der Basis findet sich eine leichte Eindellung. Ein Sporn fehlt. Es handelt sich um typische Fanghäkchen, wie sie auch bei anderen phragmokontragenden Coleoiden vorkommen. Weitere Kopfmerkmale sind nicht zu erkennen.

Hinter den Fangarmen beginnt ein Bereich mit einer hellbraunen Substanz. Es handelt sich um Reste des Mantelmuskels, wie eine deutliche Querstreifung zeigt. Ähnliche Strukturen finden sich auch auf Individuen der Teuthiden-Art „*Loliginites*" *zitteli* FRAAS aus Laibsteinen des Posidonienschiefers. Im oberen Mantelbereich findet sich noch eine kurze, 0,5 cm lange Längsstreifung, die allerdings nur beim Holotypus beobachtet werden konnte. Es können 18 Streifen ausgezählt werden. Es handelt sich eventuell um Reste des Trichters.

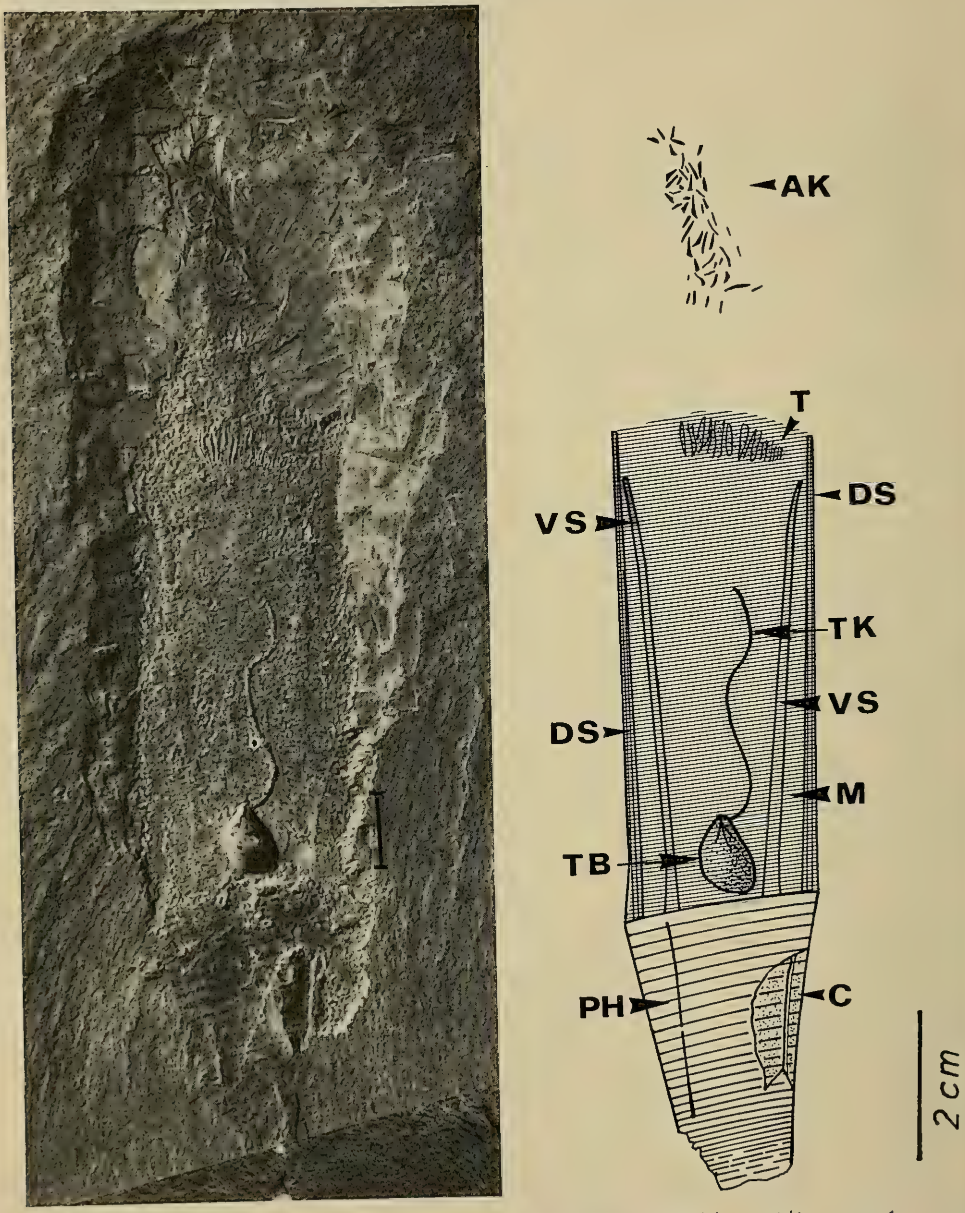


Abb. 1a. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Holotypus. GPIT 1564/1. — x 1.

1b. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Zeichnung des Holotypus. Ansicht der Ventralseite, spitzes Ende des Phragmokons (PH) unvollständig, Armkrone (AK) zerfallen, dorsale (DS) und ventrale Stäbe (VS) gut erkennbar. T = Trichter, TB = Tintenbeutel, TK = Tintenausführkanal, M = Mantel, C = Conothekreste, MF = Mittelfeld, A = Arme.

Ungefähr 2 cm hinter den Armen beginnt das Proostrakum, das aus vier Stäben besteht. Zwei Stäbe sind dorsalständig, zwei ventralständig. Die ventralen Stäbe haben eine Länge von 5,9 cm. Am vorderen Ende sind sie 2 cm, am hinteren Ende 1,3 cm voneinander entfernt. Daraus ergibt sich ein Divergenzwinkel von 6°. Dies dürfte jedoch nicht ganz dem ursprünglichen Winkel entsprechen, da dieser durch die Verdrückung verfälscht, vermutlich vergrößert wurde. Die Stäbe haben eine Breite von 1,7 mm und sind am vorderen Ende nach außen gekrümmt. Es läßt sich eine Mittelfurche ausmachen. Die Stäbe durchstoßen am oberen Ende den Mantel und zeigen dort eine sehr feine Querstreifung. Ansonsten sind sie vom Mantel überdeckt, pausen sich aber deutlich durch. Diese Stäbe dürften den Konusfahnen der Phragmoteuthiden entsprechen (s. Abschnitt „Phylogenetische Beziehungen“).

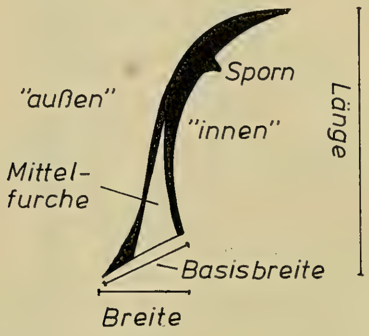


Abb. 2. Schemazeichnung eines Coleoiden-Fanghäkchens.

Die dorsalen Stäbe haben eine Länge von 6,1 cm, eine Breite von 1,1 mm und besitzen eine sehr feine Längsstreifung, ähnlich der Längsstreifung der Seitenfelder des Proostrakums bei Teuthiden und Phragmoteuthiden. Die Stäbe haben einen vorderen Abstand von 2,7 cm und einen hinteren von 2,2 cm, jeweils von der Innenseite der Stäbe aus gemessen. Dies ergibt einen Divergenzwinkel von 4,5°, mit den oben genannten Einschränkungen. Die Substanz der Stäbe ist chitinartig. Bruchstellen kommen beim Holotypus nicht vor. Eine Krümmung der Stäbe nach außen, wie bei den ventralen Stäben, wurde bei den dorsalen Stäben nicht beobachtet.

Die Stäbe sind als Stützskelett für den Weichkörper zu interpretieren (Abb. 3).

Der Tintenbeutel liegt 2 mm oberhalb des Phragmokons. Er ist birnenförmig und verhältnismäßig klein, verglichen mit Teuthiden und Phragmoteuthiden. Der Tintenausführkanal ist S-förmig gekrümmt und verschwindet nach 2,5 cm im Mantel.

Dem Phragmokon fehlt das distale Ende, vom Typus her ist er brevikon. Die vordere Breite beträgt ca. 2,5 cm, die meßbare Länge ca. 3,5 cm. Es läßt sich eine Gesamtlänge von ca. 6 cm rekonstruieren. Der Apikalwinkel beträgt danach 20°. Die Septen sind engständig. Der Breiten/Höhen-Index der Septen ergibt einen Wert von etwa 12,5. Der Sipho ist nicht erkennbar. Perlmuttartigglänzende Reste auf dem Phragmakon werden als ehemals aragonitische Conothekreste interpretiert. Phragmokon- und Proostrakumlänge sind in etwa gleich.

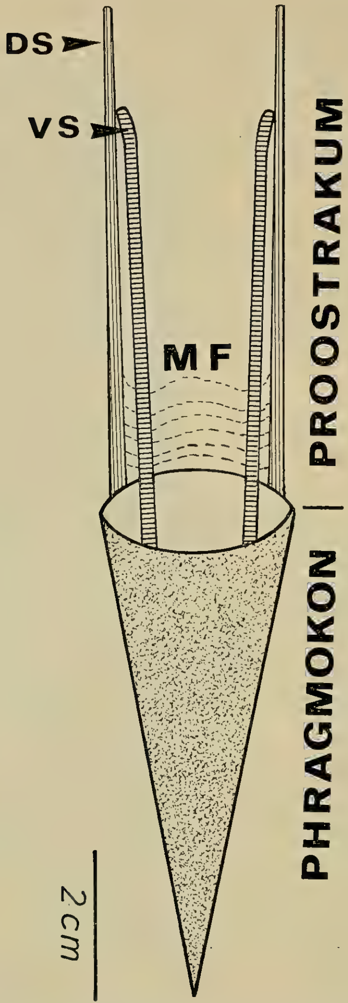


Abb. 3. Rekonstruktion von Phragmokon und Proostrakum von *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp. (Abkürzungen siehe Abb. 1b).

Beschreibung von Paratypoid 1: Dieses Stück (Taf. 1, Fig. 1), von der Ventralseite präpariert, zeichnet sich dadurch aus, daß die Armkrone (Abb. 4 und Taf. 2, Fig. 2) weitgehend erhalten ist. Sie besteht aus zehn Armen, von denen sechs relativ vollständige nach vorne und vier weniger vollständige nach hinten weisen. Von den sechs vorderen Armen liegen zwei überkreuzt. Die sechs nahezu vollständigen Arme haben eine Länge bis 2 cm, die umgeklappten, nach hinten weisenden Arme besitzen eine Länge bis 1,7 cm. Die Arme sind von Doppelreihen gleichartiger Fanghäkchen besetzt. Pro Arm wurden 12 bis 13 Paar Häkchen gezählt. Vermutlich sind jedoch die Armspitzen wegpräpariert, so daß sich eine zu geringe Anzahl an Häkchenpaaren ergibt. Eine Häkchendifferenzierung wurde bis auf die Größenunterschiede nicht beobachtet.

Die vier umgeklappten Arme sind von zwei länglichen, aus einer bräunlichen Substanz bestehenden Strukturen umgeben. Sie haben eine Länge von max. 1,5

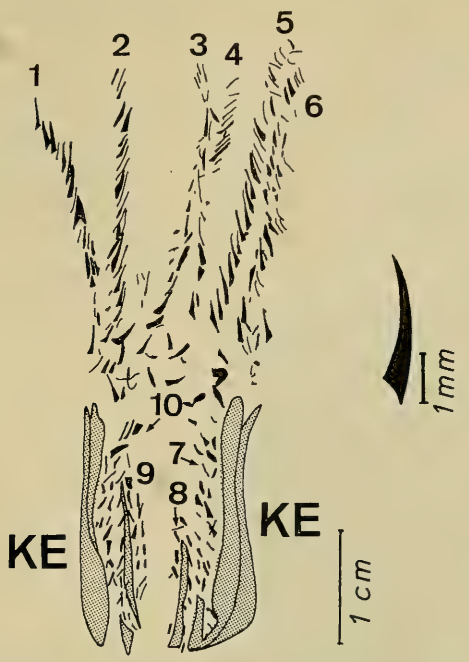


Abb. 4. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Paratypoid 1, Zeichnung der Armkrone (KE = Kieferelemente). Vgl. Taf. 2, Fig. 2.

cm und eine Breite von 3 mm. Sie sind in je zwei Elemente unterteilt. Die Gebilde lassen sich mit kieferähnlichen Strukturen vergleichen, wie sie Rieber (1970) beschreibt. Denkbar ist auch, daß es sich um Reste des Kopfknorpels oder um Armstützen handelt.

Vom Proostrakum sind lediglich die dorsalen Stäbe und ein Rest des linken ventralen Stabel erhalten. Der Mantel und das ventrale Proostrakum sind größtenteils wegpräpariert. Der linke dorsale Stab ist an zwei Stellen glatt gebrochen und jeweils lateral versetzt. Die dorsalen Stäbe sind 7 cm lang.

Der Tintenbeutel gleicht dem des Holotypus. Der Phragmokon ist unvollständig, er hat eine meßbare Länge von 5,2 cm. Detailstrukturen am Phragmokon, wie Septen, Sipho und Conothek sind nicht oder nur undeutlich zu erkennen.

Differentialdiagnose: Siehe Differentialdiagnose unter *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp.

Sueviteuthis schlierbachensis n. sp.

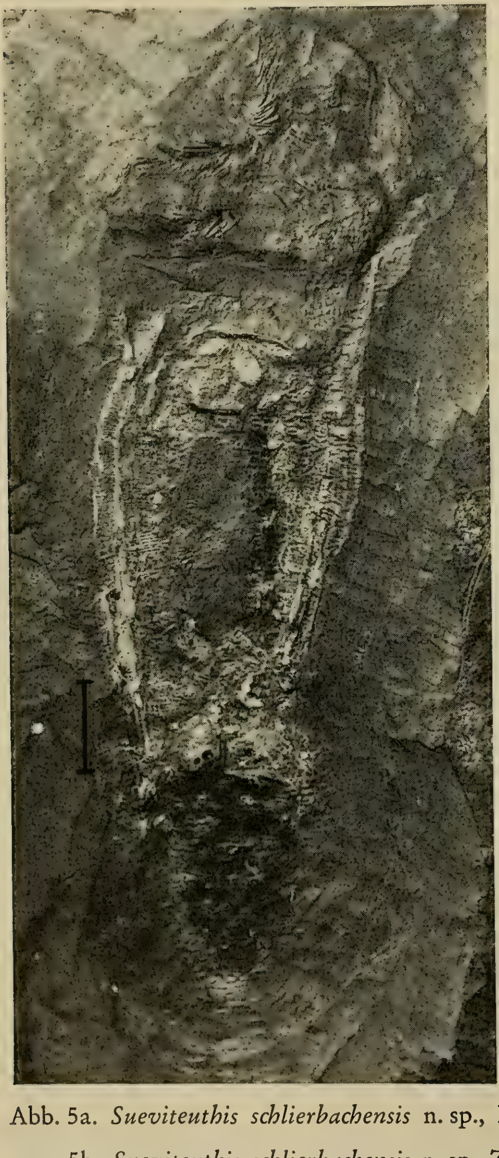
Abb. 5a, b; Taf. 1, Fig. 2

1978 „Weichteilbelemnit". — Seilacher & Wiesenauer, S. 147, Abb. 2d.

Holotypus: SMNS Nr. 26259, Abb. 5a, b.
Paratypoid: GPIT Nr. 1564/6, Taf. 1, Fig. 2.
Locus typicus: Schlierbach, Steinbruch Kirschmann (Staatsforst Schlierbach).
Stratum typicum: Posidonienschiefer, Lias epsilon II 1, „Koblenzer", Untertoarcium, obere *tenuicostatum*-Zone.

Derivatio nominis: Nach dem Fundort Schlierbach in der Gegend von Holzmaden (Baden-Württemberg).
Material: 2 Exemplare.

Diagnose: Ein phragmokontragender Coleoide mit (?) zehn undifferenzierten, relativ langen Fangarmen, die mit dichtstehenden Häkchendoppelreihen besetzt sind. Die Häkchen sind sehr lang und schlank und am distalen Ende leicht nach außen gekrümmt. Sie besitzen eine schwache Eindellung an der Basis. Das Proostrakum besteht aus vier Stäben. Ein Mantelmuskel ist vorhanden, der Tintenbeutel ist klein. Der Phragmokon ist brevikon.



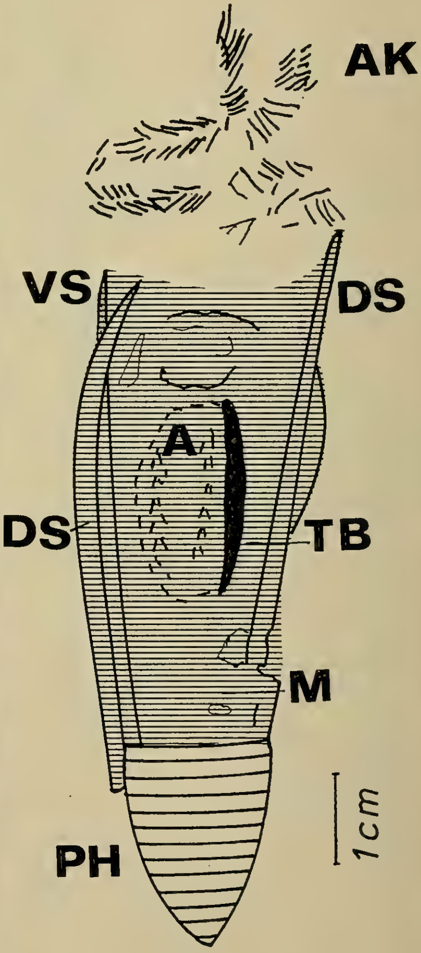


Abb. 5a. *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp., Holotypus. SMNS Nr. 26259. — x 1,2.

5b. *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp., Zeichnung des Holotypus mit einzelnen rekonstruierenden Ergänzungen (Ansicht der Dorsalseite).

Beschreibung des Holotypus (Abb. 5a, b): Das vorliegende, etwas verdrückte Stück läßt Arme, Proostrakum mit Mantelmuskel und einen unvollständigen Phragmokon erkennen. Die Gesamtlänge beträgt ca. 10,5 cm.

Von der Armkrone sind etwa 8 Arme erhalten, von denen zwei umgeklappt auf dem Mantelmuskel liegen, während die restlichen sternförmig ausgebreitet sind. Die Arme haben eine meßbare Länge von 1,6 cm, sind jedoch unvollständig. Sie sind dicht mit Doppelreihen von schwarzen, chitinartigen Häkchen besetzt. Die Häkchen sind bis etwa 3 mm lang und leicht nach „außen“, von der Armbasis weg, gekrümmt (Abb. 6).

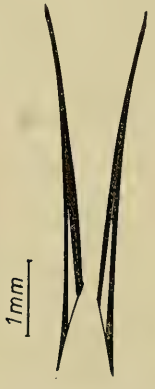


Abb. 6. Häkchenpaar von *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp.

Das Proostrakum besteht aus zwei dorsalen und zwei ventralen Stäben. Der rechte dorsale Stab hat eine Länge von ca. 4,7 cm und ist am unteren Ende unvollständig, der linke Stab ist etwa 5,7 cm lang und am oberen Ende 1,5 mm breit. Der linke ventrale Stab ist am vorderen Ende abgeknickt, besitzt eine Länge von ca. 5 cm und am vorderen Ende eine Breite von 2 mm. Am vorderen Ende sind die dorsalen Stäbe 2,3 cm voneinander entfernt, am unteren Ende etwa 1,3 cm, jeweils von der Innenseite der Stäbe aus gemessen. Der quergestreifte Mantelmuskel bedeckt das Proostrakum fast vollständig, er ist lediglich am unteren rechten Ende verletzt.

Der Tintenbeutel sitzt unmittelbar über dem Phragmokon. Er ist oval, hat eine Länge von 8 mm und eine Breite von 4 mm. Der Tintenausführkanal läßt sich bis zum oberen Mantelrand verfolgen; er scheint im mittleren Teil aufgeplatzt zu sein.

Vom Phragmokon sind etwa 2 cm erhalten. Er ist am oberen Ende ca. 2 cm breit. Dort befinden sich Reste einer bräunlich-glänzenden Substanz, die als Conothek-Reste gedeutet werden. Die Septen sind, soweit erkennbar, engständig.

Beschreibung des Paratypoids (Taf. 1, Fig. 2): Das vorliegende Stück ist bis auf den Phragmokonteil nahezu vollständig erhalten. Von der Armkrone sind sieben Arme erkennbar. Die vorhandenen Arme sind nicht differenziert. Sie haben eine maximale Länge von 4 cm und sind mit Häkchendoppelreihen besetzt. Es ließen sich maximal 25 Häkchenpaare pro Arm auszählen.

Die sehr schlanken, leicht nach außen, von der Basis weg gekrümmten Häkchen (Abb.6) sind undifferenziert und unterscheiden sich nur geringfügig in ihrer Größe. Sie sind max. 5 mm lang und 0,3 mm breit. Dies ergibt einen Höhen/Breiten-Index von 15. Die Basis ist nur schwach gekrümmt. Dorsoventral findet sich eine Furche, die sich durch die matte Oberflächenstruktur von der schwarzglänzenden Oberfläche des übrigen Häkchens abhebt. Die Furche ist durch Verdrückung des ursprünglich hohlen Häkchens entstanden. Weitere Kopfmerkmale sind nicht vorhanden.

Der Ringmuskel des Mantels mit seiner typischen Querstreifung ist sehr gut erhalten, jedoch am vorderen Ende durch die Präparation entfernt. Er besitzt eine hell- bis dunkelbraune Farbe. Im zentralen Mantelbereich paust sich eine etwa 1 cm breite und 5 cm lange Struktur durch. Es handelt sich um Reste der inneren Organe. Genau erkennen läßt sich nur der sehr kleine, vermutlich weitgehend entleerte Tintenbeutel, der sich 6 mm vom oberen Phragmokonende entfernt befindet. Der Tintenausführkanal endet nach zwei Zentimetern im Mantel.

Vom Proostrakum sind nur die zwei dorsalen Stäbe vorhanden. Sie besitzen eine feine Längsstruktur, die Enden sind wegpräpariert.

Der Phragmokon ist stark zerbrochen.

Differentialdiagnose: *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp. unterscheidet sich von *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp. durch die längeren und kräftigerer wirkenden Arme. Die Häkchen sind leicht nach außen gekrümmt, länger und noch schlanker als die Häkchen von *Sueviteuthis zellensis* (Höhen/Breiten-Index 15 gegenüber 4—6 bei *S. zellensis*).

Sueviteuthis sp.

Beschreibung: Das vorliegende, sehr schlecht erhaltene, artlich nicht näher bestimmbare Stück (GPIT Nr. 1564/7) zeigt als einziges der bearbeiteten Stücke im ontogenetisch frühesten Stadium des dorsalen Proostrakums perlmuttartig glänzende Reste eines Mittelfeldes.

Phylogenetische Beziehungen

Die Familie Sueviteuthididae besitzt eine bisher nicht bekannte Proostrakumform, die sich noch am ehesten mit dem dreiteiligen Proostrakum der Phragmotheutididae vergleichen läßt. Dieses gliedert sich in eine dorsale Platte mit einem Mittelfeld und zwei randlichen Seitenfeldern. Jeweils dorsoventral finden sich zwei Konusfahnen, die durch scharnierartige Hyperbolarfelder mit dem dorsalen Teil des Proostrakum verbunden sind. Die zwei dorsalen Stäbe des Sueviteuthiden-Proostrakum entsprechen den Seitenfeldern der Dorsalplatte. Die ventralen Stäbe sind mit den verstärkten Randbereichen der Konusfahnen zu vergleichen.

Die Ausbildung der Armkrone gehört einem ursprünglichen Typ an, der seit dem Oberkarbon (*Jeletzkya*) bekannt ist. Er findet sich auch bei den Familien Phragmoteuthididae und Belemnoteuthididae. Aufgrund des konservativen Typus der Armkrone und des stark abweichenden Proostrakums ist eine Zugehörigkeit zur Ordnung Belemnitida unwahrscheinlich und zeigt eher Beziehungen zur Ordnung Belemnoteuthida.

Zur Funktion des Proostrakums

Bisher wurden nur an einem einzigen Exemplar (*Sueviteuthis* sp., GPIT Nr. 1564/5) Reste eines Mittelfeldes gefunden, und zwar beschränkt auf den ontogenetisch ältesten Teil des Mittelfeldbereiches. Bei einigen Stücken, deren Mantelmuskel nicht zerstört ist, laufen die Stäbe nach vorne zusammen (Taf. 3, Fig. 3), Exemplare, deren Mantelmuskel verletzt oder bei der Einbettung nicht mehr erhalten war, zeigen divergierende Stäbe (Taf. 3, Fig. 1). Dies legt den Schluß nahe, daß zumindest im vorderen Teil kein mineralisiertes Mittelfeld vorhanden war.

Das Fehlen des Mittelfeldes ist mit Sicherheit kein Erhaltungsproblem, da man vollständige Proostraka von Phragmoteuthiden aus derselben Fundschicht kennt. Diese Proostraka liegen allerdings nicht mehr in ursprünglicher Aragoniterhaltung vor, sondern nur noch als Abdruck. Gelegentlich findet sich auch Kalziterhaltung pseudomorph nach Aragonit. Die Stäbe waren somit zumindest im vorderen Proostrakumteil zueinander frei beweglich und hatten ausschließlich Stützfunktion für den Weichkörper.

Zur Funktion der Fanghäkchen

Im Gegensatz zu den übrigen phragmokontragenden Coleoiden sind die Häkchen der Sueviteuthididae nur äußerst schwach nach innen gekrümmt (*S. zellensis*) bzw. sogar leicht nach außen (*S. schlierbachensis*), so daß eine Klammerfunktion wie bei den übrigen phragmokontragenden Coleoidea kaum anzunehmen ist. Damit scheidet ein aktives Jagdverhalten aus (z. B. auf kleine Fische und andere kleine Cephalopoden (Naef 1922; Engeser & Reitner 1981).

Denkbar ist eher, daß die Arme mit ihren langen und dichtstehenden Häkchen eine Art Reuse gebildet haben, die zum Filtern vagilen Planktons geeignet war („filter feeding“).

Bemerkungen zur Biostratinomie

Zur raschen Einbettung und damit zur Erhaltung von Weichteilen ist eine Verletzung des Phragmokons erforderlich. Da coleoide Tintenfische Beutetiere von Vertebraten und größeren Invertebraten (z. B. große Tintenfische, vgl. Naef 1922) sind, wurden die Verletzungen vermutlich durch Fangversuche der oben genannten Räuber verursacht. Für Ichthyosaurier und Haie z. B. ist ein Fangverhalten denkbar, das vergleichbar ist mit dem von rezenten Haien in Teuthidenschwärmen. Die Haie schwimmen blitzschnell in die Schwärme hinein und beißen wahllos zu, wobei eine große Anzahl von Tieren zwar verletzt, aber nicht gefressen wird.

Literatur

DONOVAN, D. T. (1977): Evolution of the dibranchiate cephalopoda. — Symp. zool. Soc. London, **38**: 15—48; London.

ENGESER, T. & REITNER, J. (1981): Beiträge zur Systematik von phragmokontragenden Coleoiden aus dem Untertithonium (Malm zeta, „Solnhofener Plattenkalk“) von Solnhofen und Eichstätt. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1981**: 527—545; Stuttgart.

JELETZKY, J. A. (1966): Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil coleoidea. — Univ. Kans. paleont. Contr., Mollusca, Art. 7: 1—162; Lawrence/Kansas.

NAEF, A. (1922): Die fossilen Tintenfische. Jena (Fischer).

RIEBER, H. (1970): *Phragmoteuthis (?) ticinensis* n. sp., ein Coleoidea-Rest aus der Grenzbitumenzone (Mittlere Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin). — Paläont. Z., **44**: 32—40; Stuttgart.

RIEGRAF, W. & KELLER, T. (1979): Zwei seltene Ammonitenarten im Posidonienschiefer (Untertoarcium) Süddeutschlands. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1979**: 690—700; Stuttgart.

RIEGRAF, W. & REITNER, J. (1979): Die „Weichteilbelemniten“ des Posidonienschiefers (Untertoarcium) von Holzmaden (Baden-Württemberg) sind Fälschungen. — N. Jb. Geol. Palänt., Mh., **1979**: 291—304; Stuttgart.

SAUNDERS, W. B. & RICHARDSON, E. S. (1979): Middle Pennsylvanian (Desmoinesean) Cephalopoda of the Mazon Creek Fauna, Northeastern Illinois. — *In*: M. H. NITECKI: Mazon Creek Fossils, S. 333—359; New York, San Francisco & London (Academic Press).

SEILACHER, A. & WIESENAUER, E. (1978): Preservational and adaptational history of belemnites. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **157**: 145—149; Stuttgart.

WIESENAUER, E. (1976): Vollständige Belemnitentiere aus dem Holzmadener Posidonienschiefer. — N. J. Geol. Paläont., Mh., **1976**: 603—608; Stuttgart.

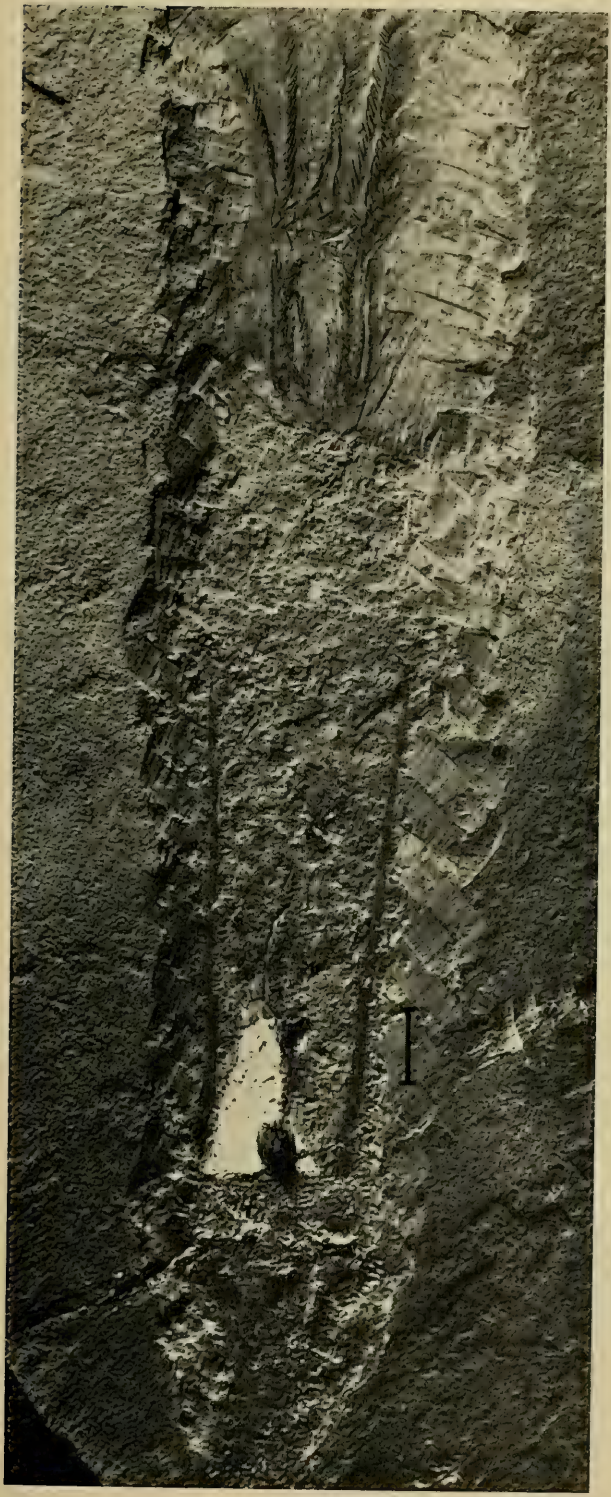
Anschrift der Verfasser: Dipl.-Geol. Joachim Reitner und Dipl.-Geol. Theo Engeser, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Sigwartstraße 10, D-7400 Tübingen 1.

Tafeln

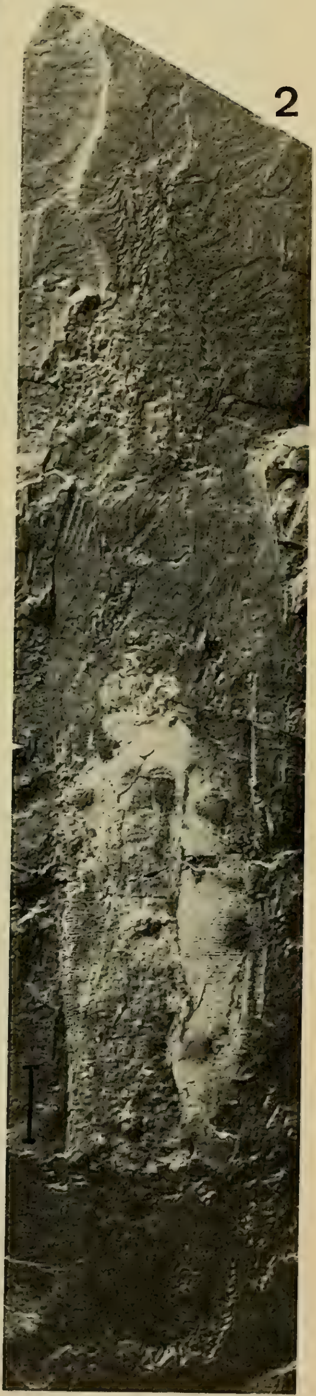
Tafel 1

Fig. 1. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Paratypoid 1; Ansicht der Ventralseite. GPIT 1564/2. — x 1.

Fig. 2. *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp., Paratypoid 1; Ansicht der Dorsalseite. GPIT 1564/.6 — x 1.



1

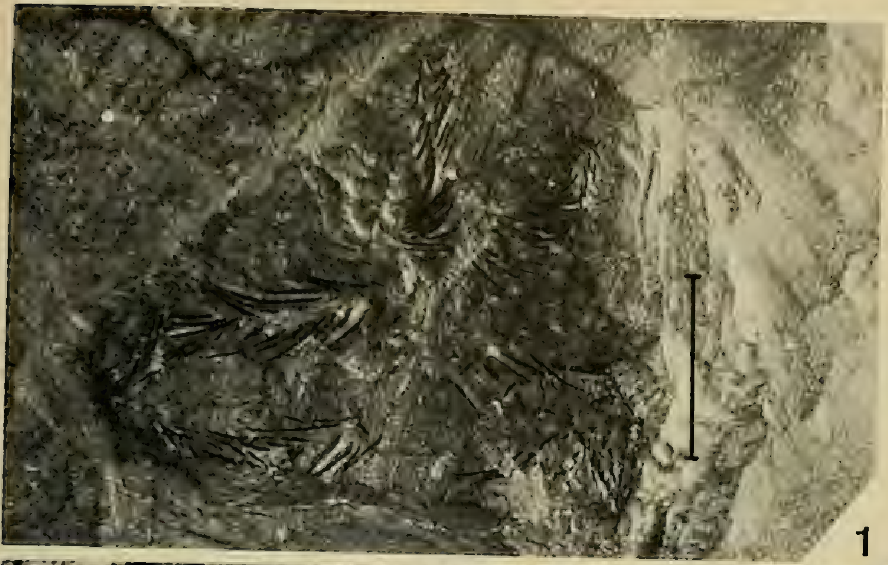


2

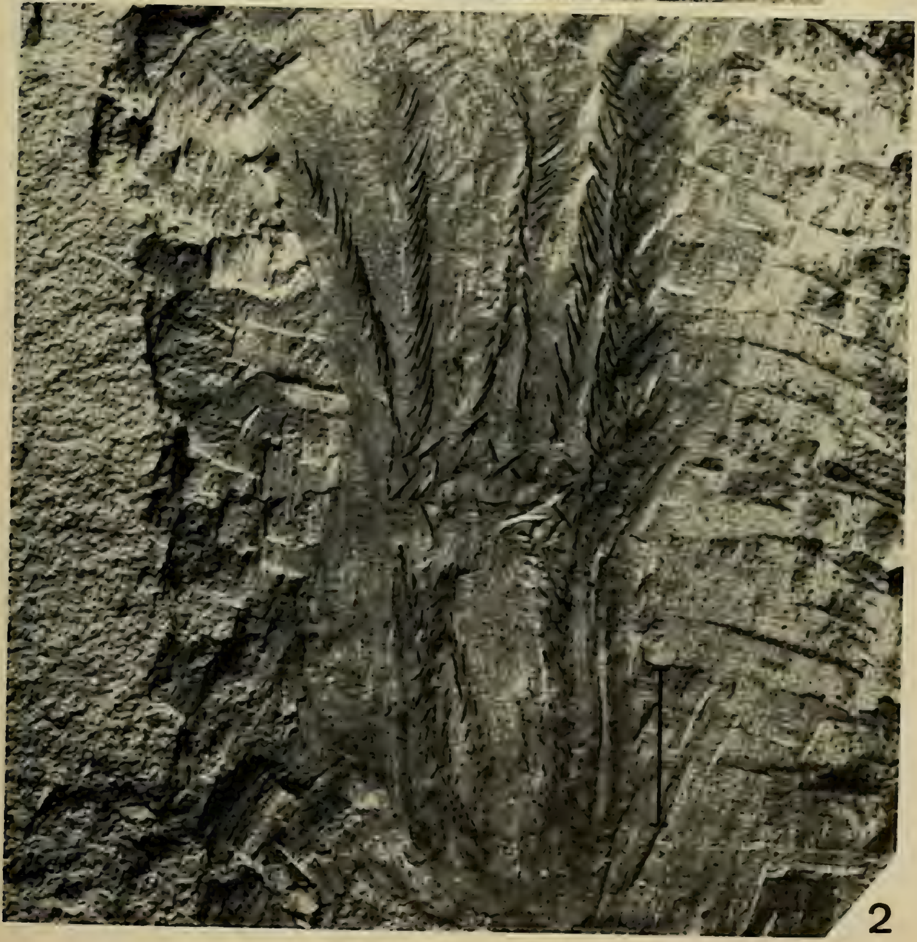
Tafel 2

Fig. 1. *Sueviteuthis schlierbachensis* n. sp., Armkrone des Holotyps.
SMNS Nr. 26259. — x 1.

Fig. 2. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Armkrone des Paratypoids 1.
GPIT 1564/6. — x 1.



1



2

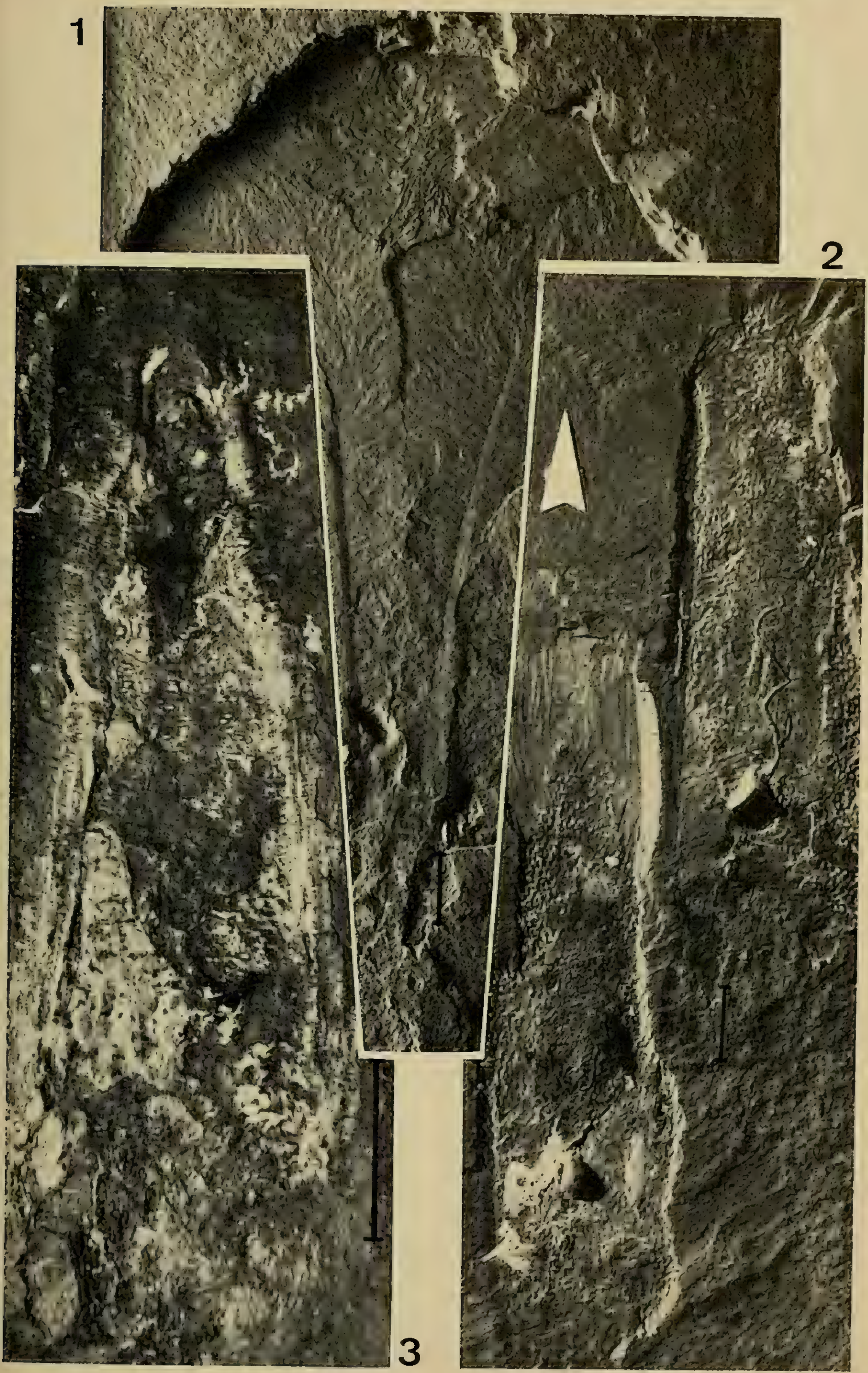
Tafel 3

Fig. 1. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Paratypoid 4; Lage des Stückes unklar. GPIT 1564/5. — x 1.

Fig. 2. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Paratypoide 2 (links) und 3 (rechts); jeweils Ansicht der Ventralseite. GPIT 1564/3 und 1564/4. — x 1.

Fig. 3. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Paratypoid 5; Lage des Stücks unklar. SMNS Nr. 26257. — x 1.

Fig. 1. *Sueviteuthis zellensis* n. gen. n. sp., Paratypoid 4; Lage des Stücks unklar.


1
2
3

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 85	9 S.	Stuttgart, 15. 4. 1982

SMITHSONIAN
MAY 10 1983
LIBRARIES

Der erste Pseudoskorpion (Chernetidae) aus Mexikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea)

The First Pseudoscorpion (Chernetidae) from Mexican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Pseudoscorpionidea)

Von Wolfgang Schawaller[1]), Ludwigsburg

Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

The first pseudoscorpion from the Tertiary Mexican (Chiapas) amber is documented. This fossil belongs to the family Chernetidae and is represented by a protonymph (body length with chelicerae: 0.65 mm), therefore it can neither be assigned to a species nor to a genus. The Mexican fossil is not conspecific with the hitherto described chernetid pseudoscorpions from Dominican amber.

Together with the new record from Mexican amber the Arachnid order Pseudoscorpionidea is preserved in five Tertiary ambers (see table 1). Some differences concerning the frequency of some families (Chernetidae, Cheliferidae, Neobisiidae, Pseudogarypidae) in Dominican and Baltic amber are discussed.

Zusammenfassung

Der erste Pseudoskorpion aus dem tertiären Mexikanischen (Chiapas) Bernstein wird dokumentiert. Dieses Fossil gehört zur Familie Chernetidae und wird repräsentiert durch eine Protonymphe (Körperlänge mit Cheliceren: 0,65 mm). Deshalb kann es weder einer Art noch einer Gattung zugeordnet werden. Das Mexikanische Fossil ist nicht

---

[1]) Bernstein-Arachnida Nr. 12. — Nr. 11: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 82: 1—14 (1982). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

konspezifisch mit den bis jetzt beschriebenen Pseudoskorpionen der Familie Chernetidae aus Dominikanischem Bernstein.

Zusammen mit dem Neunachweis aus Mexikanischem Bernstein ist die Arachniden-Ordnung Pseudoscorpionidea in fünf tertiären Bernsteinen erhalten (vergleiche Tabelle 1). Die Unterschiede hinsichtlich der Häufigkeit einzelner Familien (Chernetidae, Cheliferidae, Neobisiidae, Pseudogarypidae) im Dominikanischen und Baltischen Bernstein werden diskutiert.

1. Einleitung

Fossilien aus dem Tertiär Mittelamerikas sind in jüngster Zeit vor allem durch Inklusen in Dominikanischem Bernstein bekannt geworden (z. B. Schlee 1980). Dieser Bernstein wird zur Zeit in großer Menge auf der Antilleninsel Hispaniola ausgegraben und liefert eine Vielzahl gut erhaltener Inklusen. Diese neuen Funde aus den letzten Jahren lassen fast vergessen, daß in Mittelamerika ein weiterer, ebenfalls tertiärer Bernstein vorkommt: der Mexikanische (oder Chiapas-)Bernstein. Beide Bernsteinquellen liegen über 2000 km voneinander entfernt (Abb. 1). Zusammenstellungen der jeweils enthaltenen Fossilien finden sich bei Hurd et al. (1962) und bei Schlee & Glöckner (1978).

Während aus dem Dominikanischen Bernstein von den Pseudoskorpionen bereits vier Familien nachgewiesen werden konnten (Schawaller 1980 a, b, 1981 a, b), waren sie im Mexikanischen Bernstein bisher noch unbekannt. Bearbeitungen anderer Arachniden-Ordnungen aus diesem fossilen Harz hat Petrunkevitch (1963, 1971) vorgelegt. Daher bietet eine Pseudoskorpion-Inkluse aus Mexikanischem Bernstein, die Herr Dr. D. Schlee kürzlich zusammen mit anderen Inklusen direkt in Simojovel, Mexico, beim Grubenbesitzer für die Stuttgarter Bernsteinsammlung erwerben konnte, eine willkommene Ergänzung zu den Dominikanischen Fossilien und soll hier dokumentiert werden. Da es sich bei dem nur 0,65 mm kleinen Tier um eine Protonymphe handelt — ein Entwicklungsstadium,

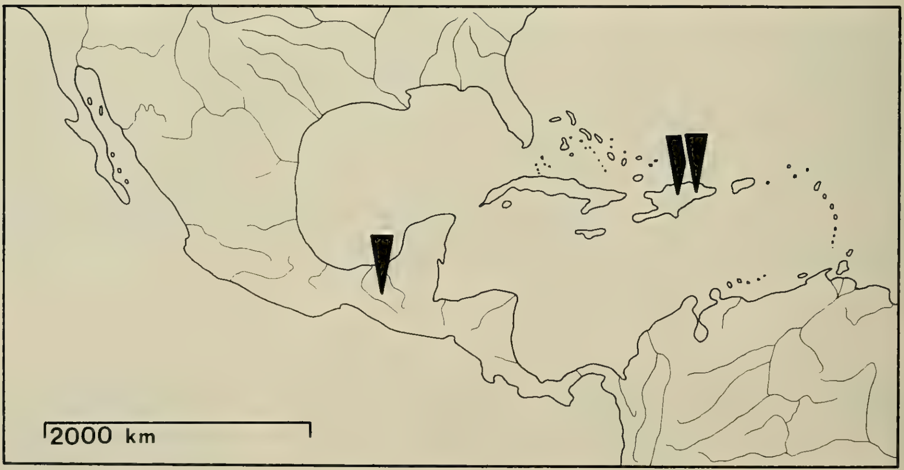


Abb. 1. Fossile Funde von Pseudoskorpionen im mittelamerikanischen Raum: in Mexikanischem Bernstein (Mexiko, Prov. Chiapas) und in Dominikanischem Bernstein (Dominikanische Republik, verschiedene Fundorte).

das ja generell noch nicht alle Artcharakteristika aufweist — ist keine Artbenennung möglich.

Dank

Dr. W. B. Muchmore (University of Rochester, USA) nahm an Hand der Zeichnungen Stellung zum verwandschaftlichen Bezug des Fossils. Dr. D. Schlee lieferte nähere Angaben zum Fundort des Bernsteinstückes und las zusammen mit Dr. G. Bloos das Manuskript. Allen danke ich sehr für ihre Hilfe.

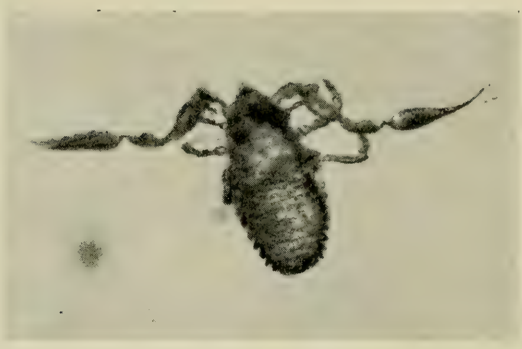


Abb. 2. Inkluse aus Mexikanischem Bernstein: Gesamtansicht des Tieres von dorsal. — Körperlänge mit Cheliceren: 0,65 mm.

2. Der erste Pseudoskorpion aus Mexikanischem Bernstein

2.1. Beschreibung

Abb. 2—6

Material: Protonymphe aus Mexikanischem Bernstein, Fundort: Mexico (Prov. Chiapas), Simojovel, Lagerstätte „Cerro Pauchil" (Schlee, mündl. Mitt.); aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Mx-124-D-3 (Abb. 2).

Erhaltungszustand: Das Tier ist komplett erhalten und von allen Seiten gut sichtbar. Es handelt sich um echten Bernstein (kein Kopal!), wie die Ätherprobe etc. (Schlee, in Vorbereitung) zeigte.

Begleitinklusen (je 1 Exemplar): Lepidoptera, Heteroptera, Diptera (Ceratopogonidae), Acari, Hymenoptera, Diptera (Culicidae) im gleichen Bernsteinstück.

Carapax (Abb. 3). — An der Basis etwa 3× breiter als am Vorderrand, basal etwa so breit wie median lang (Länge : Breite = 0,28 mm : 0,30 mm). Vorderes Viertel des Carapax mit sehr schwacher Medianfurche, daher Vorderrand median etwas eingebuchtet, Hinterrand in der Mitte etwas caudad geschwungen. Vorderecken markant rechtwinkelig, Seiten dahinter ausgerandet; Hinterwinkel abgerundet. Carapax-Oberfläche ohne erkennbare Querfurchen und ohne Linsenaugen (hellere Augenflecken bzw. andere Farbmuster sind bei der Bernsteineinbettung gewöhnlich nicht erhalten). Oberfläche mit größerer Granula und dazwischen überall mit feinster Körnung (runder Inset in Abb. 3), Oberfläche vereinzelt und unregelmäßig mit Borsten besetzt, diese distal verbreitert und schwach gezähnt.

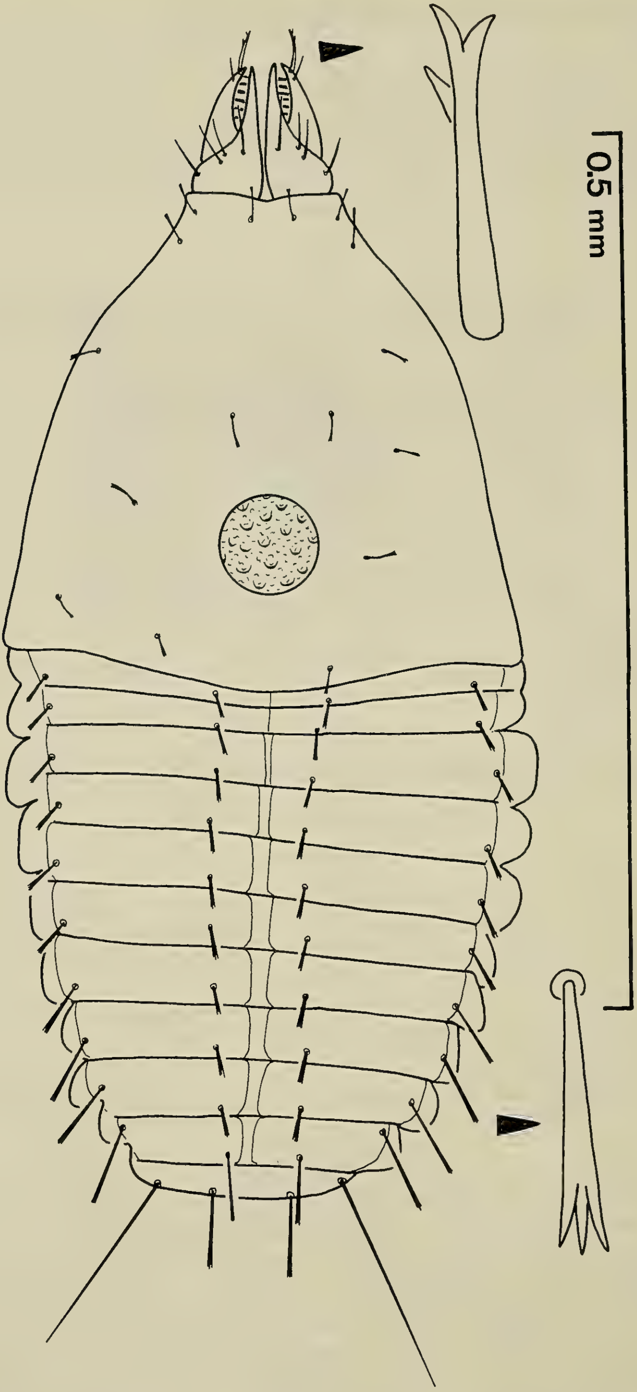


Abb. 3. Inkluse aus Mexikanischem Bernstein: Dorsalansicht des Körpers. — Runder Inset: Oberflächenstruktur des Carapax; oberer Inset: Galea der Cheliceren; unterer Inset: distal verbreiterte und dreifach gezähnte Körperborste.

Cheliceren (Abb. 3). — Stamm mit vier spitzen Borsten, beweglicher Finger mit der üblichen Borste; Finger ohne erkennbare Bezahnung. Galea deutlich, terminal in drei Äste auslaufend (oberer Inset in Abb. 3). Details der Serrula und des Flagellum nicht erkennbar.

Pedipalpen (Abb. 4—5). — Femur 2,5× länger als breit, die größte Breite liegt vor der Mitte; Tibia 2,8× länger als breit, Keule etwa 2× so lang wie Stiel; Chela mit Stiel 4,6× länger als breit, Finger kürzer als Hand mit Stiel. Oberfläche aller Abschnitte granuliert, jedoch viel schwächer als Carapax. Chela mit nur vier Tasthaaren (*eb, ib, et, t*), es handelt sich also um eine Protonymhpe. Grundbehaarung deutlich, einzelne Borsten auf der Medialseite von Trochanter, Femur und Tibia stumpf, die meisten jedoch spitz. Beide Finger mit feiner, gleichmäßiger Zahnreihe bis annähernd zur Fingerbasis, nur beweglicher Finger mit Giftzahn, Nebenzähne der Finger fehlen (Protonymphe!).

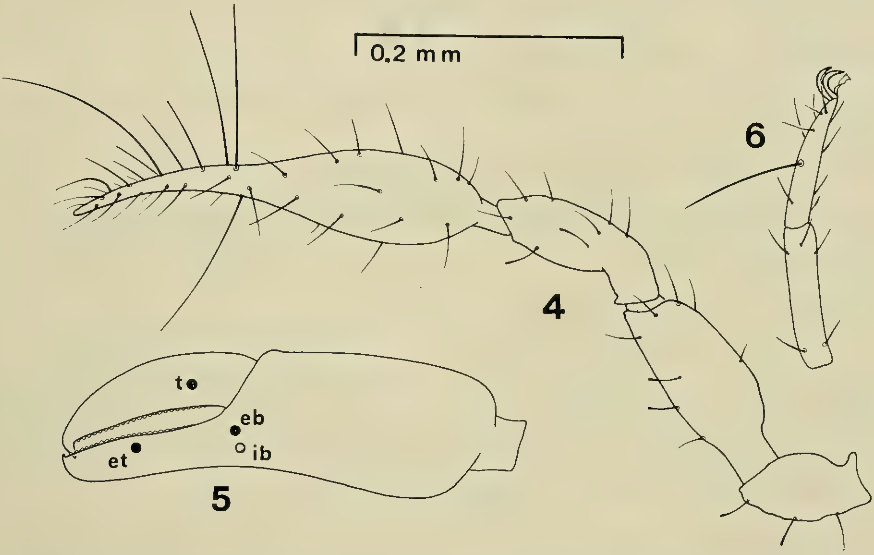


Abb. 4—6. Inkluse aus Mexikanischem Bernstein. — 4: Rechter Pedipalpus von dorsal mit Beborstung; 5: Pedipalpen-Chela von lateral, Trichobothrien-Taxie und Bezahnung, Beborstung weggelassen; 6: Tarsus-IV mit Trichobothrium, TS = 0,47.

Coxen. — Beborstung nicht erkennbar.

Laufbeine (Abb. 6). — Klauen aller Beine einfach, schlank und spitz. Terminalborsten ohne Besonderheiten. Tarsus-III und Tarsus-IV mit langer Tastborste etwa in der Mitte des Gliedes (Tarsus-IV: TS = 0,47). Tibien und andere Beinabschnitte ohne Tastborsten.

Abdomen (Abb. 3). — Tergite I—X median geteilt, Tergit XI ungeteilt. Halbtergite I—X mit je zwei Borsten (Stellung vgl. Abb. 3), diese Borsten distal verbreitert und gewöhnlich mit drei Endzähnen (unterer Inset in Abb. 3); die Randborsten der hinteren Segmente auffallend länger werdend.

Tergit XI median mit zwei ebensolchen Borsten und seitlich mit je einer langen, spitzen Tastborste. Beborstung der Sternite nicht erkennbar.

Maße (mm; L: Länge, B: Breite)
Carapax, mediane L: 0,28
Carapax, basale B: 0,30
Abdomen-L: 0,29
Körper-L mit Cheliceren: 0,65

Pedipalpus:
Femur-L: 0,15
Femur-B: 0,06
Tibia-L: 0,14
Tibia-B: 0,05
Chela-L mit Stiel: 0,32
Chela-B: 0,07
Finger-L: 0,14
Hand-L mit Stiel: 0,18

2.2. Beziehungen

Die Zugehörigkeit des beschriebenen Fossils aus Mexikanischem Bernstein zur Familie Chernetidae erscheint wegen folgender Merkmale eindeutig:

1. Alle Beine mit einem Tarsenglied.
2. Tarsus-III und -IV mit Tastborste, diese nicht unmittelbar an der Basis inseriert.
3. Nur beweglicher Pedipalpen-Finger mit Giftzahn.
4. Borsten des Körpers und der Pedipalpen z. T. distal verdickt und gezähnt.
5. Linsenaugen fehlen.
6. Tergite I—X median geteilt.
7. Tergit XI mit zwei langen Tastborsten.

Nebenzähne auf der Pedipalpen-Chela — das Vorhandensein dieser Zähne ist charakteristisch für die Familie Chernetidae — fehlen dem Fossil. Wahrscheinlich ist dieses Merkmal bei der vorliegenden Protonymphe noch nicht entwickelt und wird erst bei späteren Entwicklungsstadien ausgebildet.

Die Gattungs- oder gar Artidentität der neuen Inkluse muß ungeklärt bleiben; dieser Meinung ist auch einer der besten Kenner der amerikanischen Pseudoskorpion-Fauna (Muchmore in litt.). Die rezenten Chernetiden Mittelamerikas sind sehr artenreich und auch sehr variabel in ihren morphologischen Kennzeichen, weshalb mangels befriedigender Kenntnis der taxonomischen Verhältnisse eine einzelne rezente oder fossile Protonymphe — bei der zudem noch nicht alle Artkennzeichen ausgeprägt sind — nicht identifizierbar ist. Näheres zu taxonomischen Problemen bei der Fossilienbearbeitung von Spinnentieren habe ich bereits behandelt (Schawaller 1980 a: Kap. 3).

Eine Konspezifität der Mexikanischen Inkluse mit den publizierten Fossilien des Dominikanischen Bernsteins (*Pachychernes effossus* und *Americhernes* sp.) ist ausgeschlossen. Unterschiedlich ausgebildet ist nämlich z. B. die Form der Körperborsten, die Zahl und Stellung der Trichobothrien an der Abdomenspitze, die Taxie des Tasthaares auf dem Tarsus-IV und die Proportionen der Pedipalpen. Allein diese Unterschiede lassen sich nicht auf verschiedene Entwicklungsstadien zurückführen, sie sind art- und wahrscheinlich auch gattungstrennend.

3. Die publizierten Familien-Nachweise fossiler Pseudoskorpione

Fossile Pseudoskorpione sind ausschließlich aus dem Tertiär — und hier auch nur aus Bernsteinen — bekannt. Pseudoskorpione lebten sicher schon in früheren Erdzeitaltern, denn die Inklusen lassen sich problemlos — bei entsprechender Erhaltung und bei Vorliegen von adulten Tieren — in rezente Gattungen einreihen. Das bedeutet, daß die Anfänge ihrer Entwicklung weit früher gelegen haben müssen. Offensichtlich bietet nur die Harzeinbettung die Chance, die relativ kleinen, dünnhäutigen Pseudoskorpione fossil zu erhalten.

Tab. 1. Die Familien der Pseudoskorpione (systematische Reihenfolge) und die Zahl der bekannten fossilen Arten aus tertiären Harzen. Weitere Fossilien sind unbekannt.

	Baltischer Bernstein (Liste: Schawaller 1978)	Dominikanischer Bernstein (Schawaller 1980–81)	Mexikanischer Bernstein (vorliegende Arbeit)	Rumänischer Bernstein (Protescu 1937)	Burmesischer Bernstein (Cockerell 1917, 1920)
Dithidae (Tridenchthoniidae)	1	–	–	–	–
Chthoniidae	2	2	–	–	–
Neobisiidae	5	–	–	–	?1
Gymnobisiidae (Vachonidae)	–	–	–	–	–
Syarinidae	–	–	–	–	–
Hyidae	–	–	–	–	–
Ideoroncidae	–	–	–	–	–
Menthidae	–	–	–	–	–
Olpiidae	1	–	–	–	–
Garypidae	2	–	–	–	?1
Pseudogarypidae	3	–	–	–	–
Synsphyronidae	–	–	–	–	–
Feaellidae	–	–	–	–	–
Pseudocheiridiidae	–	–	–	–	–
Cheiridiidae	1	1	–	?1	–
Sternophoridae	–	–	–	–	–
Myrmochernetidae	–	–	–	–	–
Chernetidae	3	2	1	–	–
Atemnidae	1	–	–	–	–
Cheliferidae	12	1	–	–	–

Mit dem hier vorgelegten Nachweis sind nun aus fünf tertiären Bernsteinen dreier Erdteile Pseudoskorpione publiziert: aus Baltischem, Dominikanischem, Mexikanischem, Rumänischem und Burmesischem Bernstein (Tab. 1). Die Nachweise aus den letzten beiden Bernsteinen sind allerdings sehr ungenau dokumentiert, und die taxonomische Zuordnung selbst auf Familienniveau ist zweifelhaft.

Sämtliche Originale der beschriebenen Pseudoskorpione aus Dominikanischem und Mexikanischem Bernstein und einige Familiennachweise aus Baltischem Bernstein befinden sich in der Stuttgarter Bernsteinsammlung.

Einige Unterschiede bei der Familien-Häufigkeit im Baltischen und Dominikanischen Bernstein, die sich wahrscheinlich nicht nur auf verschieden lange Zeit der wissenschaftlichen Beschäftigung und auf die unterschiedlich geförderte Bernstein-Menge zurückführen lassen, sollen aufgezeigt und mit der rezenten Verbreitung der Familien verglichen werden. Für diese Diskussion stand mir nicht nur das veröffentlichte Material, sondern auch ein Dutzend noch nicht publizierter Inklusen der Stuttgarter Bernsteinsammlung zur Verfügung.

1. Die Familie Chernetidae ist wahrscheinlich im Dominikanischen Bernstein (2 Arten und unpubliziertes Material unserer Sammlung) stärker vertreten als im Baltischen Bernstein (3 Arten). Dies entspricht auch in etwa heutigen Verhältnissen: Chernetiden sind in den Tropen artenreicher als in gemäßigten Breiten.

2. Die Familie Cheliferidae ist im Baltischen Bernstein (12 Arten) ungleich stärker vertreten als im Dominikanischen Bernstein (1 Art). Dieses Verhältnis läßt sich nicht auf die rezente Verbreitung übertragen: Cheliferiden sind in den Tropen artenreicher als in gemäßigten Breiten.

3. Die Familie Neobisiidae ist im Baltischen Bernstein mit 5 Arten ungleich stärker vertreten als im Dominikanischen Bernstein, in dem noch kein Nachweis vorliegt. Entsprechende Verhältnisse bezüglich der Artenzahl bestehen auch rezent zwischen paläarktischer und neotropischer Region: in Eurasien leben heute ungleich mehr Arten dieser Familie als in Mittelamerika.

4. Die Familie Pseudogarypidae ist im Baltischen Bernstein mit 3 Arten vertreten, während im Dominikanischen Bernstein noch jeglicher Beleg fehlt. Das rezente Verbreitungsbild dieser Familie steht dazu im Gegensatz: das heutige Areal liegt ausschließlich in Nordamerika, andere Nachweise sind unbekannt.

Leider liegt noch kein phylogenetisches System der Pseudoskorpione vor, in dem jede Familie mit mindestens einer Synapomorphie präzisiert ist, und in dem Schwestergruppen sensu HENNIG ermittelt wurden. Gäbe es ein solches Verwandtschaftsdiagramm (z. B. SCHLEE 1981), so könnte man diejenige(n) Familie(n) benennen, die gleichzeitig existiert haben müssen.

4. Literatur

COCKERELL, T. D. A. (1917): Arthropods in Burmese Amber. — Amer. J. Sci. 4, **44**: 360—368; New Haven.

— (1920): Fossil Arthropods in the British Museum I. — Ann. Mag. nat. Hist., 9, **5**: 273—279; London.

HURD, P. D., SMITH, R. F. & DURHAM, J. W. (1962): The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico. — Ciencia, **21**: 107—118; Mexico.

PETRUNKEVITCH, A. (1963): Chiapas amber spiders. — Univ. Calif. Publ. Ent., **31**: 1—40; Berkeley.

— (1971): Chiapas amber spiders II. — Univ. Calif. Publ. Ent., **63**: 1—44; Berkeley.

PROTESCU, O. (1937): Étude géologique et paléobiologique de l'ambre roumain. Les inclusions organiques de l'ambre de Bužau. Première partie. — Buletinul Soc. Române Geol., **3**: 65—110; Bucuresti.

SCHAWALLER, W. (1978): Neue Pseudoskorpione aus dem Baltischen Bernstein der Stuttgarter Bernsteinsammlung (Arachnida: Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **42**: 1—22; Stuttgart.

— (1980): Erstnachweis tertiärer Pseudoskorpione (Chernetidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **57**: 1—20; Stuttgart. — [1980 a]

— (1980): Fossile Chthoniidae in Dominikanischem Bernstein, mit phylogenetischen Anmerkungen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **63**: 1—19; Stuttgart. — [1980 b]

— (1981): Pseudoskorpione (Cheliferidae) phoretisch auf Käfern (Platypodidae) in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Pseudoscorpionidea und Coleoptera). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **71**: 1—17; Stuttgart. — [1981 a]

— (1981): Cheiridiidae in Dominikanischem Bernstein, mit Anmerkungen zur morphologischen Variabilität (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Pseudoscorpionidea). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **75**: 1—14; Stuttgart. — [1981 b]

SCHLEE, D. (1980): Bernstein-Raritäten. Farben, Strukturen, Fossilien, Handwerk. — 88 S., 145 Farbfotos; Stuttgart (Staatl. Museum für Naturkunde).

— (1981): Grundsätze der phylogenetischen Systematik (Eine praxisorientierte Übersicht). — Paläont. Z., **55**: 11—30; Stuttgart.

SCHLEE, D. & GLÖCKNER, W. (1978): Bernstein. — Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **8**: 1—72, 16 Farbtaf.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 86	12 S.	Stuttgart, 15. 7. 1982

SMITHSONIAN
MAY 10 1983
LIBRARIES

Neue Befunde an Geißelspinnen in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Amblypygi)

New Data on Whipspiders in Dominican Amber (Amber Collection Stuttgart: Arachnida, Amblypygi)

Von Wolfgang Schawaller[1]), Ludwigsburg

Mit 10 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

Four new fossil whipspiders (Arachnid order Amblypygi) of the Tertiary species *Phrynus resinae* SCHAWALLER 1979 from Dominican amber allow new conclusions concerning morphology and taxonomy. The new records contain specimens of different larval stages by which the variability of some features can be better judged. One of the main separating features on the specific level is the different length of the primary pedipalp spines. However, it has not been examined whether these morphological features are real characteristics of biospecies.

Phrynus resinae is closely related to *P. marginemaculatus* and could be the stem species of some Recent populations of *Phrynus*. Because of the small differences between fossil and Recent species one may conclude that the progress of speciation takes a comparatively slow course in this genus.

Zusammenfassung

Vier neue fossile Geißelspinnen (Arachniden-Ordnung Amblypygi) der tertiären Art *Phrynus resinae* SCHAWALLER 1979 aus Dominikanischem Bernstein erlauben neue Feststellungen hinsichtlich Morphologie und Taxonomie. Es sind jetzt Exemplare verschiedener Larvalstadien bekannt, womit die Variabilität einzelner Merkmale besser beurteilt

---

[1]) Bernstein-Arachnida Nr. 13. — Nr. 12: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, 85, 1—9 (1982). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

werden kann. Eines der wichtigsten trennenden Merkmale auf dem Artniveau ist die unterschiedliche Länge der primären Pedipalpen-Dornen. Jedoch ist noch nicht untersucht worden, ob diese morphologischen Merkmale wirklich Kennzeichen von Biospezies sind.

Phrynus resinae ist nahe verwandt mit *P. marginemaculatus* und könnte vielleicht die Stammart einiger rezenter *Phrynus*-Populationen sein. Die nur geringen Unterschiede zwischen Fossilien und Rezenten deuten darauf hin, daß der Artbildungsprozeß in dieser Gattung vergleichsweise langsam verläuft.

1. Einleitung

Erst vor kurzem beschrieb ich die erste Geißelspinne aus Dominikanischem Bernstein (Schawaller 1979). Es handelte sich dabei leider um ein Jungtier, was bei der Bearbeitung besondere Probleme verursachte. Mittlerweile konnte Herr Dr. D. Schlee vier weitere, artgleiche Inklusen unterschiedlichster ontogenetischer Entwicklungsstadien für die Bernsteinsammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart erwerben, deren ergänzende Dokumentation hier erfolgt. Damit beinhaltet unsere Bernsteinsammlung jetzt fünf Fossilien dieser Spinnentier-Ordnung. In einer Privatsammlung sah ich noch zwei kleine, unvollständige Exemplare, deren Erhaltungszustand so schlecht ist, daß eine wissenschaftliche Auswertung kaum lohnend erscheint. Ansonsten ist nur noch ein unvollständig erhaltenes Fossil aus Mexikanischem Bernstein publiziert (Petrunkevitch 1971). Weitere Fossilnachweise der gesamten Ordnung aus anderen Lagerstätten und erdgeschichtlichen Zeiten fehlen.

Die hier untersuchten Exemplare gehören der gleichen Art an, die bereits der Neubeschreibung zugrunde lag. Dennoch habe ich mich aus zwei Gründen für eine erneute Publikation über die Amblypygi in Dominikanischem Bernstein entschlossen. Erstens liegen jetzt andere — vor allem ontogenetisch ältere — Entwicklungsstadien vor, die weitere morphologische Einblicke und neue Rückschlüsse ermöglichen. Zweitens ist mittlerweile eine systematische Bearbeitung der verwandten Rezenten veröffentlicht (Quintero 1981), die eine nähere Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Fossilien und Rezenten erlaubt, und die auch taxonomische Konsequenzen hinsichtlich der Fossilien-Benennung nach sich zieht. Ergänzend stand rezentes Vergleichsmaterial (*Phrynus marginemaculatus*, leg. E. Beyna) aus der Dominikanischen Republik zur Verfügung.

2. Ergänzungen zur Morphologie von *Phrynus resinae* aufgrund der neuen Inklusen

Es werden hier nur diejenigen Merkmale behandelt, die die Erstbeschreibung von *Phrynus* (= *Tarantula*) *resinae* Schawaller 1979 ergänzen bzw. für die Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen (Kap. 3) von Interesse sind. Weitere Merkmale stimmen entweder mit der Originalbeschreibung überein und werden daher aus Platzgründen hier nicht bei allen Inklusen wiederholt, oder sie sind nicht erhalten (vgl. jeweils Abschnitt Erhaltungszustand).

Das Material der vorliegenden Bearbeitung befindet sich in der Bernsteinsammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart unter den Sammlungsnummern: Do-1370-K-1, Do-3000-E-1, Do-3357-M-1 und Do-3584-D-1.

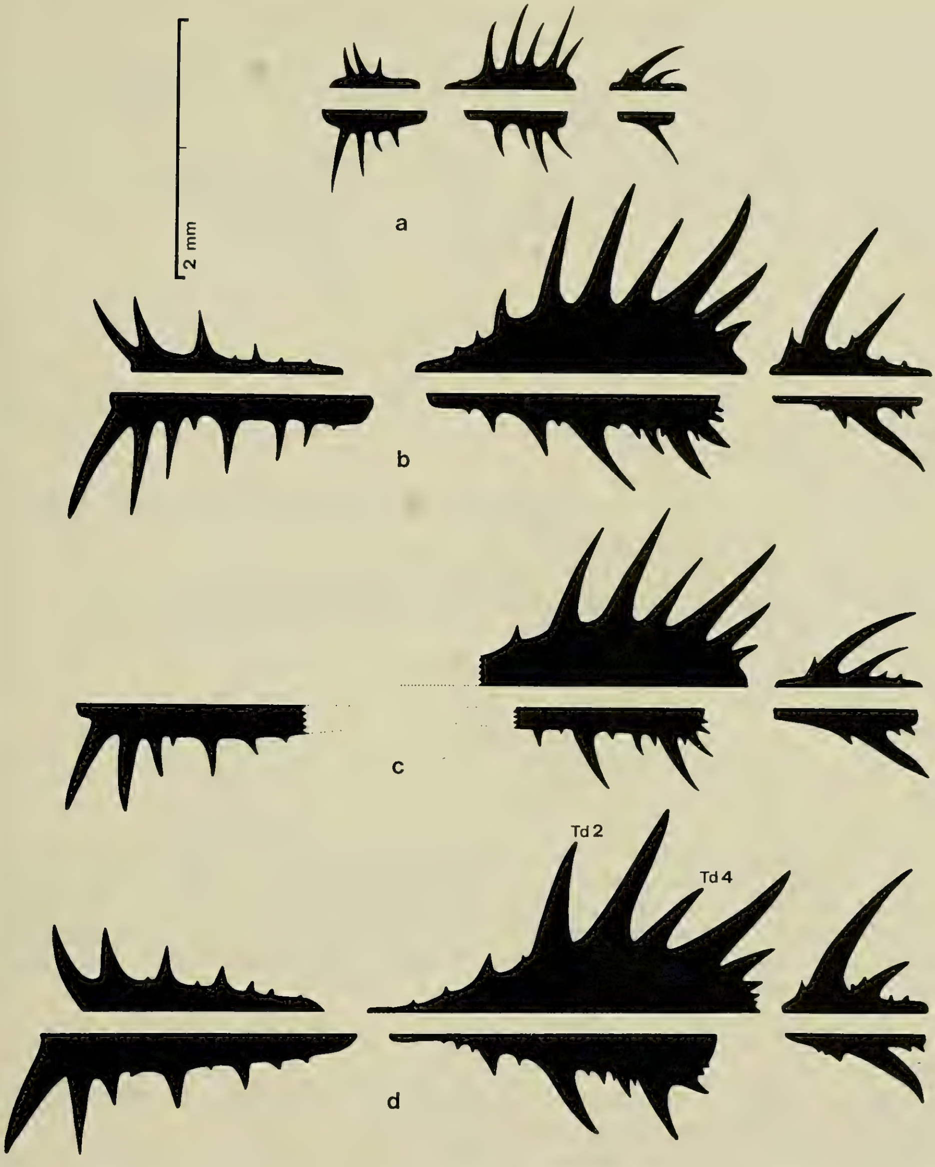


Abb. 1. *Phrynus resinae* aus Dominikanischem Bernstein (a—c) und *Phrynus marginemaculatus* (d) rezent aus der Dominikanischen Republik. Pedipalpen-Bedornung auf Femur (links), Tibia (Mitte) und Basitarsus (rechts). — a: Fossil Do-1370; b: Fossil Do-3000; c: Fossil Do-3357 (dorsale Bedornung des Femur nicht sichtbar); d: Rezente *P. marginemaculatus*.

2.1. Inkluse Do-1370-K-1

Abb. 1, 2

Erhaltungszustand: Perfekt, d. h. ungeschrumpft und in klarem Bernstein liegend, erhalten, mit folgenden Einschränkungen: Ende des Opisthosoma bereits in der Dominikanischen Republik weggeschliffen; von den Beinen sind die linken Beine III und IV und das rechte Bein II komplett erhalten, die übrigen mehr oder weniger weit distal abgeschliffen.

Körperlänge ohne Cheliceren: 4 mm (geschätzt, da Opisthosoma defekt).
Scutum: Proportionen und Maße vgl. Tab. 1.
Pedipalpen: Bedornung von Femur, Tibia und Basitarsus vgl. Abb. 1 a.
Beine: Primäre und sekundäre Gliederung des Beines I (Geißelbein) vgl. Abb. 2; Tibia besteht aus 27 Abschnitten, Tarsus nicht komplett.

2.2. Inkluse Do-3000-E-1

Abb. 1, 3—6

Erhaltungszustand: Ungeschrumpft und in klarem Bernstein, allerdings Opisthosoma und alle Beine bereits auf Höhe der Femora in der Dominikanischen Republik weggeschliffen (Abb. 3).

Körperlänge ohne Cheliceren: 7 mm (geschätzt, da Opisthosoma defekt).
Scutum: Proportionen und Maße vgl. Tab. 1. Vorderrand mit etwa 20 kleinen Zähnen und ohne erkennbare Randborsten.
Pedipalpen: Bedornung von Femur, Tibia und Basitarsus vgl. Abb. 1 b; Fangkorb der Pedipalpen vgl. Abb. 4.
Beine: Integument-Struktur des Femur II vgl. Abb. 6.

2.3. Inkluse Do-3357-M-1

Abb. 1, 7—9

Erhaltungszustand: Mit Ausnahme der im folgenden genannnten Merkmale perfekt. Das Scutum liegt direkt an der Oberfläche des Bernsteinstückes und wurde bereits in der Dominikanischen Republik weitgehend weggeschliffen, dadurch ergeben sich jedoch auch aufschlußreiche Einblicke in das Prosoma. Ende des Opisthosoma, die dorsale Gelenkzone Femur/Tibia an den Pedipalpen und die Distalteile aller Beine abgeschnitten (Abb. 7).

Körperlänge ohne Cheliceren: 6,5 mm (geschätzt, da Opisthosoma defekt).
Scutum: Proportionen und Maße vgl. Tab. 1. Vorderrand mit etwa 20 kleinen Zähnen, ohne erkennbare Randborsten.
Prosoma: Coxa des Beines I mit je einem Apodem an Vorder- und Hinterseite, Coxen der Beine II—IV mit nur einem Apodem an der Vorderseite. Diese Apodeme ragen in das Prosoma-Innere und dienen dort wahrscheinlich als Muskel-Ansatzstelle (Abb. 8).
Cheliceren: Basis lateral mit Apodem (Abb. 8). Bezahnung des Grund- und Klauen-Gliedes wie bei der rezenten *Phrynus marginemaculatus* (Abb. 9): Grund-Glied median mit 3 Zähnen, von denen der distale gegabelt ist, lateral mit 2 Zähnen; Klauen-Glied mit 3 Zähnen. Das Klauen-Glied wird zwischen medianer und lateraler Zahnreihe des Grund-Gliedes eingeschlagen. Beide Glieder median mit feiner dichter Behaarung wie bei der rezenten Art (Abb. 9).
Pedipalpen: Bedornung von Femur, Tibia und Basitarsus vgl. Abb. 1 c.

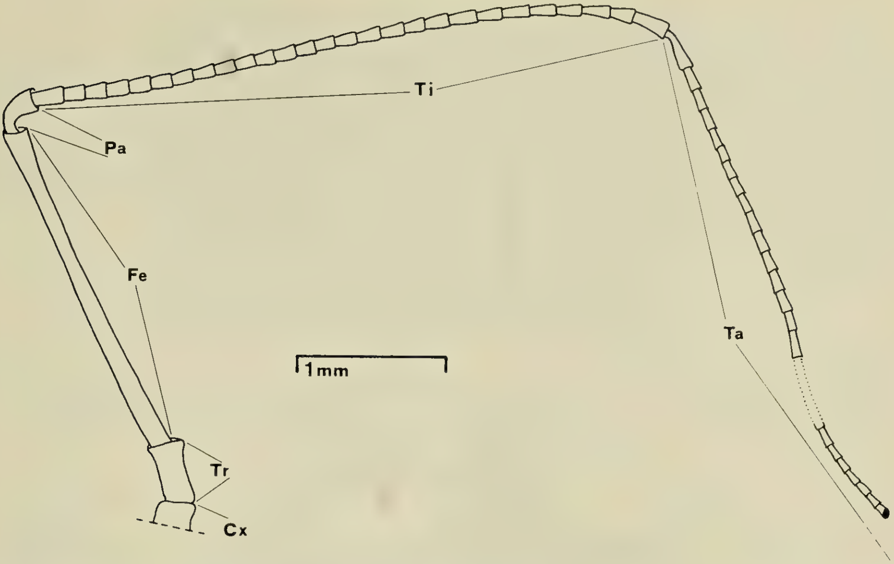


Abb. 2. *Phrynus resinae* aus Dominikanischem Bernstein (Fossil Do-1370). Primäre und sekundäre Gliederung des Beines I (Geißelbein), Beborstung weggelassen.

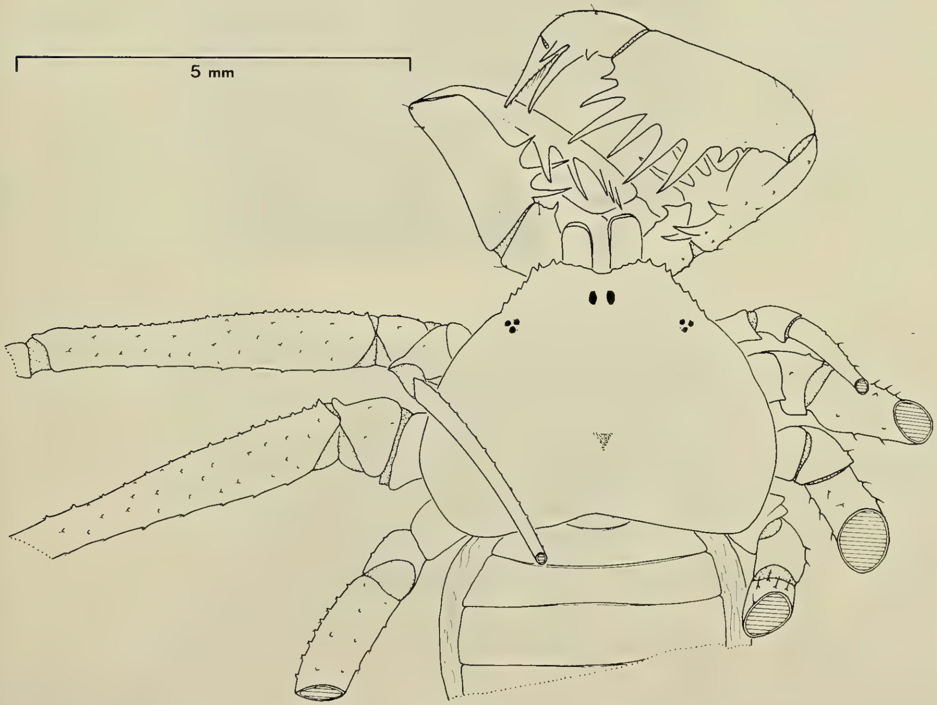


Abb. 3. *Phrynus resinae* aus Dominikanischem Bernstein (Fossil Do-3000). Dorsalansicht der Inkluse; alle Beine und Opisthosoma-Ende abgeschliffen.

2.4. Inkluse Do-3584-D-1

Erhaltungszustand: Das Tier ist stark verwittert und daher für eine eingehendere Untersuchung unbrauchbar; die Sicht wird von allen Seiten durch eine rotbraune Trübung stark behindert. Körper samt Cheliceren und Pedipalpen, Beinpaar II und rechte Beine III und IV komplett; die übrigen Beine distal mehr oder weniger weit distal abgeschnitten. Das Tier ist jedoch so weit sichtbar, daß eine Artidentität mit *resinae* angenommen werden kann, dafür spricht vor allem die erkennbare Bedornung des Pedipalpen-Fangkorbes.

Körperlänge ohne Cheliceren: 6 mm.

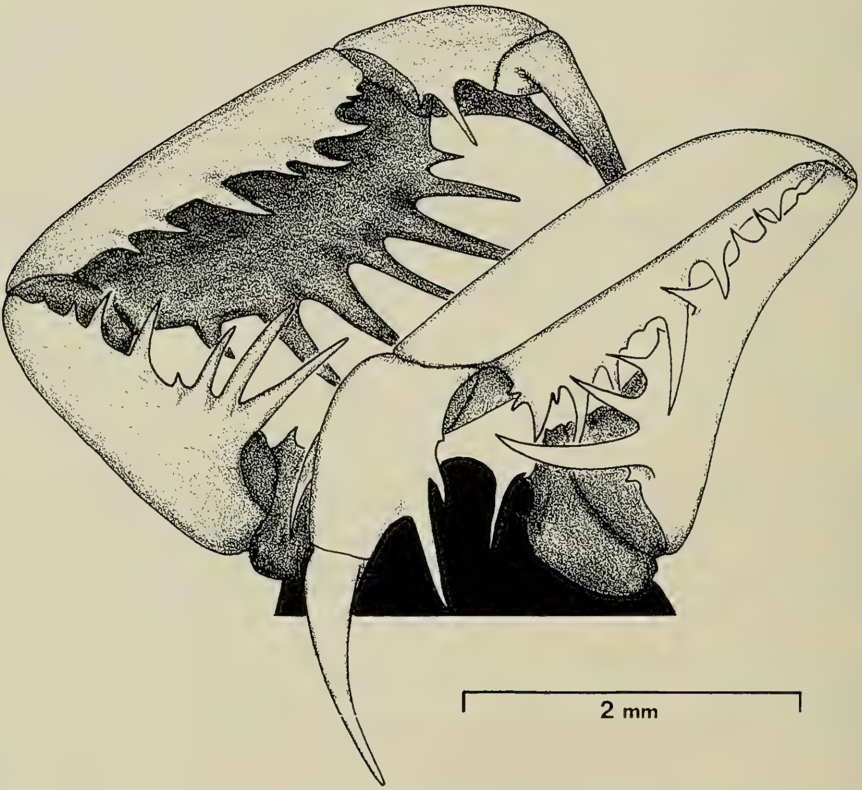


Abb. 4. *Phrynus resinae* aus Dominikanischem Bernstein (Fossil Do-3000). Fangkorb der Pedipalpen von ventral, Beborstung weggelassen.

3. Verwandtschaftsbeziehungen

Für alle hier behandelten Inklusen und für den früher publizierten Erstnachweis wird Artidentität aufgrund der übereinstimmenden Morphologie angenommen. Eine Revision der verwandten Rezenten (QUINTERO 1981) liefert ergänzende Gesichtspunkte hinsichtlich der verwandtschaftlichen Beziehungen.

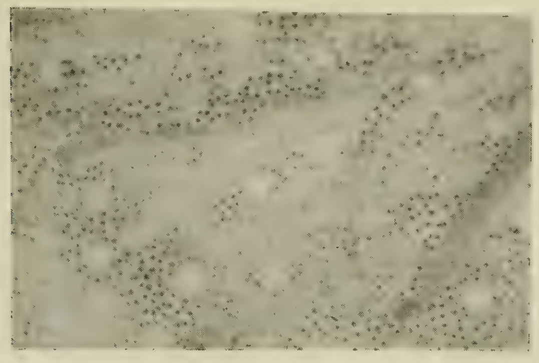


Abb. 5. *Phrynus marginemaculatus* aus der Dominikanischen Republik. Struktur des Carapax-Integuments eines mittleren Larvalstadiums. Bei der fossilen Art *resinae* entsprechenden Entwicklungsstadiums ist die Struktur gleichartig.

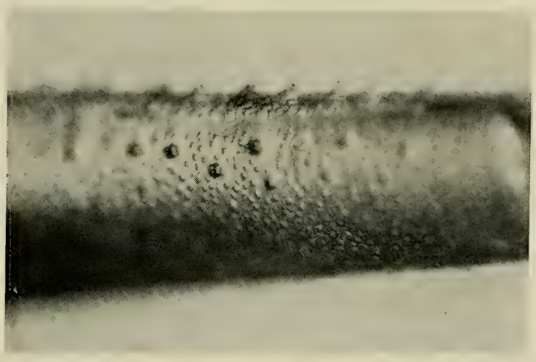


Abb. 6. *Phrynus resinae* aus Dominikanischem Bernstein (Fossil Do-3000). Integument-Struktur des Femur-II.

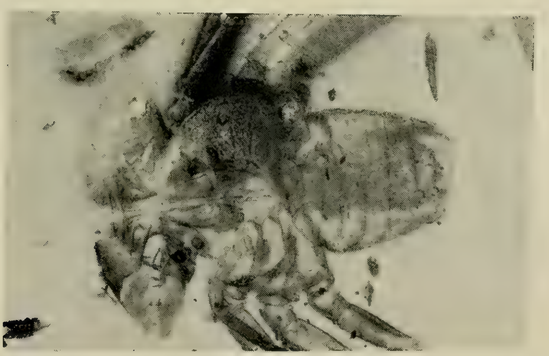


Abb. 7. *Phrynus resinae* aus Dominikanischem Bernstein (Fossil Do-3357). Dorsalansicht der Inkluse; der Carapax ist oben angeschliffen und ermöglicht Einblicke in das Prosoma-Innere (vgl. Abb. 8).

3.1. Gattungsniveau

Die Gattung *Tarantula* FABRICIUS 1793 — in die ich seinerzeit den Erstnachweis aus Dominikanischem Bernstein gestellt habe — hat QUINTERO (1981) aus nomenklatorischen Gründen in *Phrynus* LAMARCK 1801 umbenannt. Demnach ist das als *Tarantula resinae* SCHAWALLER 1979 beschriebene Fossil aus Dominikanischem Bernstein nunmehr als *Phrynus resinae* zu bezeichnen.

Die Fossilien besitzen alle Gattungsmerkmale der Rezenten:

1. Vorderrand des Scutum ohne lange Stacheln, unbewehrt (junge Larvalstadien) oder höchstens mit kleinen Zähnen (ältere Stadien). — Abb. 3.
2. Cheliceren-Grundglied mit zwei Zahnreihen (lateral 2—3 Zähne, median 3 Zähne). — Abb. 9.
3. Pedipalpen-Trochanter ventral ohne langen, nach hinten gerichteten Fortsatz.
4. Pedipalpen-Tibia dorsal mit nur einem Dorn (Td—4) zwischen den zwei längsten Dornen (Td—3 und Td—5). — Abb. 1.
5. Pedipalpen-Basitarsus dorsal mit mehr als einem Dorn (2—3 je nach Larvalstadium). — Abb. 1.
6. Pedipalpen-Tarsus und -Posttarsus bilden eine einzige Klaue ohne erkennbare Naht. — Abb. 4.
7. Trichobothrien-Taxie des Beines IV (Protonymphe) vgl. Abb. 5 bei SCHAWALLER (1979).

Welche dieser Merkmale Synapomorphien der Gattung *Phrynus* darstellen, ist noch nicht untersucht worden und auch für die übrigen Gattungen der Phrynidae (*Acanthophrynus, Heterophrynus, Paraphrynus*) steht ein Beweis für deren jeweilige monophyletische Abstammung noch aus.

Tab. 1. Maße (mm) und Proportionen von Scutum (Sc) und Femur-II (Fe-II) bei *Phrynus resinae* und *Phrynus marginemaculatus* (b = Breite, l = Länge). Graphische Darstellung der Scutum-Proportionen in Abb. 10.

	Phrynus resinae				*Phrynus marginemaculatus*	
	Holotypus Do-1703-K-1	Do-1370-K-1	Do-3000-E-1	Do-3357-M-1	Expl. A	Expl. B
b Sc	1,94	2,04	4,42	4,15	5,59	12,70
l Sc med	1,43	1,51	3,26	2,66	3,48	6,70
l Sc max	1,57	1,66	3,52	2,80	3,71	6,95
l Fe-II	1,39	1,74	4,12	4,00	4,58	9,60
b Sc : l Sc med	1,36	1,35	1,35	1,56	1,61	1,90
b Sc : l Sc max	1,24	1,23	1,25	1,48	1,51	1,83
b Sc : l Fe-II	1,40	1,17	1,07	1,04	1,22	1,32
l Sc med : l Fe-II	1,04	0,87	0,79	0,67	0,76	0,70

3.2. Artniveau

QUINTERO (1981) hat in seiner Revision die bekannten rezenten *Phrynus*-Arten morphologisch abgegrenzt und zusätzlich neue Arten beschrieben. Danach existie-

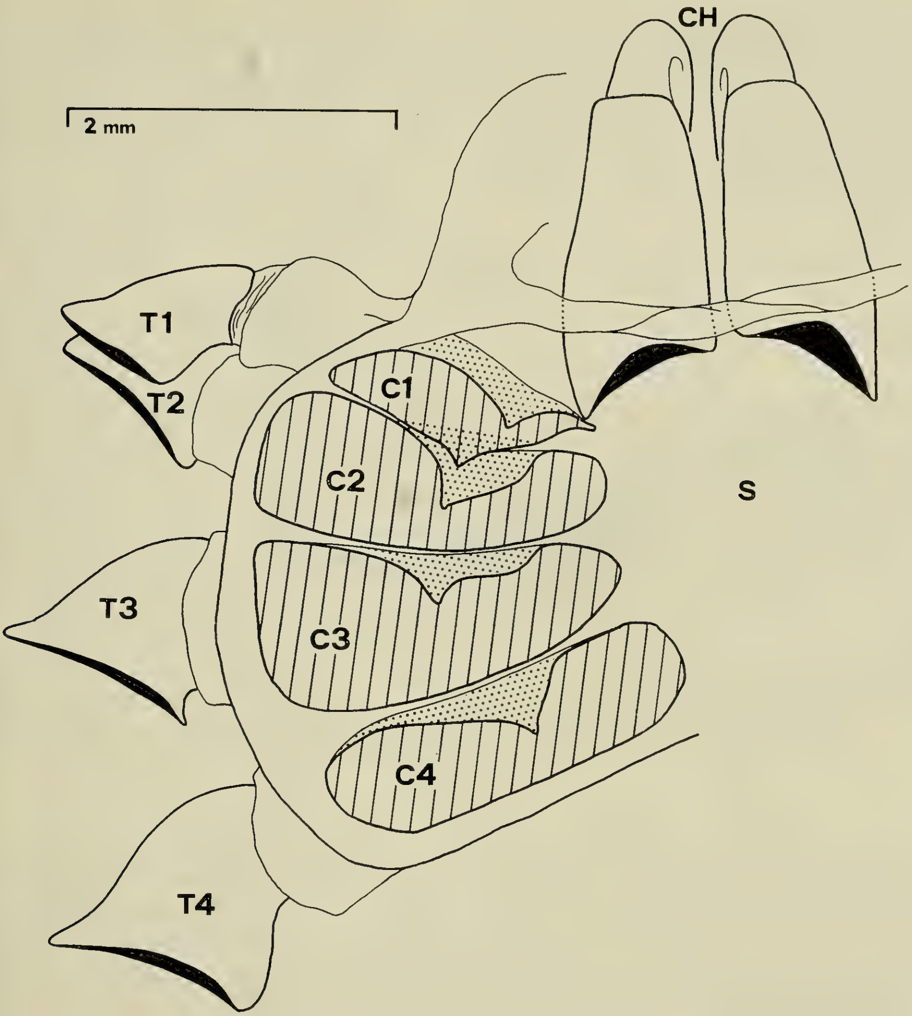


Abb. 8. *Phrynus resinae* aus Dominikanischem Bernstein (Fossil Do-3357). Prosoma-Inneres der Inkluse mit den Coxal-Apodemen, Dorsalansicht. — T 1—4: Trochanter der Beine I—IV; C 1—4: Coxen der Beine I—IV mit nach oben ragenden Apodemen (punktiert); CH: Cheliceren von dorsal; S: Sternum.

ren 15 nominelle Arten (die auch in einer Bestimmungstabelle getrennt werden) und die ausschließlich im weiteren mittelamerikanischem Raum leben. Ein wesentliches Kriterium für die Artentrennung stellen die Längenverhältnisse einzelner Primärdornen des Pedipalpen-Fangkorbes dar. Ob dies wirklich Kennzeichen einer Biospezies sind, bleibt abzuwarten; die Längen-Variabilität dieser Dorne ist nämlich noch viel zu wenig untersucht, und vielleicht spielen hier auch andere Phänomene (Abnutzungserscheinungen, Beutetier-Spektrum) eine Rolle. Die meisten dieser „Arten“ schließen sich geographisch aus und einige sind endemisch auf kleinsten Antilleninseln (z. B. *barbadensis, goesii, tesselatus*). Es erscheint möglich, daß diese einzelnen Populationen durch verschiedene ökologische Faktoren morphologische Besonderheiten entwickelt haben, aber dennoch zur selben Biospezies gehören. Diese morphologischen Unterschiede wären dann nicht als artspezifisch einzustufen, sondern lediglich als Kennzeichen einer „beginnenden" Artentwicklung.

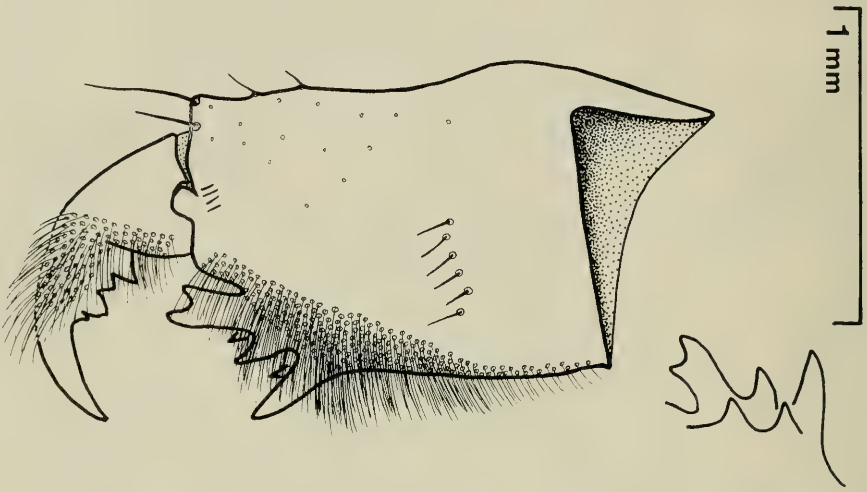


Abb. 9. *Phrynus marginemaculatus* aus der Dominikanischen Republik. Rechte Chelicere von median. Inset rechts: Bedornung des Grundgliedes von lateral. Die Bedornung und die Behaarung ist bei der fossilen Art *resinae* ebenso ausgebildet.

Diese Problematik trifft auch für die Ermittlung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Geißelspinnen aus Dominikanischem Bernstein und rezenten Arten zu. Durchläuft man mit diesen Inklusen den Bestimmungsschlüssel von Quintero (1981: 126—128), so gelangt man zu *marginemaculatus*. Die Fossilien scheinen mit dieser Art (rezent verbreitet in Florida, auf Kuba, Jamaica, Hispaniola und den Bahamas) nahe verwandt, repräsentieren aber eine andere Art — wenn man die Dornlängen der Pedipalpen als artspezifisch betrachtet (vgl. Abb. 1 a—d): Dorn Td—4 ist z. B. bei *marginemaculatus* stets kürzer als Td—2, bei den Inklusen *(resinae)* verschiedenster Larvalstadien sind diese beiden Dorne etwa gleichlang. Daraus erfolgte als Konsequenz bei bisherigem Kenntnisstand der Artentrennung eine Neubenennung der Fossilien. Demgegenüber lassen sich die beiden Arten aber nicht an Hand der von Weygoldt (1970, 1972) entwickelten Allometrie-Geraden der Scutum-Proportionen trennen: Auf der in Abb. 10 dargestellten Geraden für *resinae* liegen auch alle Meßwerte (2 rezente Tiere aus der Dominikanischen Republik und Maßtabelle 2 in Weygoldt 1970) von *marginemaculatus*. Die Genauigkeit des Steigungswinkels der Geraden ist natürlich abhängig von der Zahl der Meßwerte, diese Zahl ist bei den Fossilien naturgemäß gering. Außerdem bleibt noch offen, ob solche Geraden generell bei allen Geißelspinnen artcharakteristisch sind. Es wäre auch denkbar, daß z. B. ein Artenpaar durch solche Geraden gut trennbar ist, daß dieser Unterschied jedoch durch ein eventuell neu entdecktes Taxon verwischt wird.

Die Zahl der sekundären Tibia-Abschnitte des Geißelbeines (Bein I) eignet sich offenbar gut zur Trennung von Artengruppen in der Gattung *Phrynus*; Quintero (1981) konstatierte vier Gruppen (mit 25, 27, 29 oder 31 Tibia-Abschnitten). *Phrynus resinae* besitzt — zumindest nach der daraufhin überprüfbaren Inkluse Do-1370-K-1 — 27 solcher Abschnitte und gehört damit in die zweite Gruppe, ebenso wie die rezenten Arten *marginemaculatus, damonidaensis* und *levii.* Dieses Merkmal bestätigt ebenfalls die enge Verwandtschaft von *resinae* und *marginemaculatus.*

Heute leben auf der Antilleninsel Hispaniola — woher der Dominikanische Bernstein stammt — zwei *Phrynus*-Arten: *longipes* und *marginemaculatus.* Von der letzten Art liegt mir Vergleichsmaterial aus der Dominikanischen Republik vor (fälschlicherweise sub *palmatus* bei Schawaller 1979).

Es wäre denkbar, daß *resinae* die Stammart von *marginemaculatus* und anderer *Phrynus*-Arten darstellt, die sich morphologisch nur geringfügig von der rezenten Folgepopulation unterscheidet. Eine eigene Artbenennung der tertiären Fossilien aus Dominikanischem Bernstein erscheint gerechtfertigt, da sich im Verlauf der Jahrmillionen wahrscheinlich keine fertile Fortpflanzungsgemeinschaft aufrecht erhalten läßt. Der Artbildungsprozeß in dieser ursprünglichen Spinnentier-Ordnung verläuft offensichtlich vergleichsweise langsam, wofür auch die nur wenig verschiedenen rezenten Inselpopulationen sprechen. Betrachtet man diese Populationen als valide Arten — wofür praktische taxonomische Gründe sprechen — müssen auch die Inklusen artlich von den Rezenten geschieden werden.

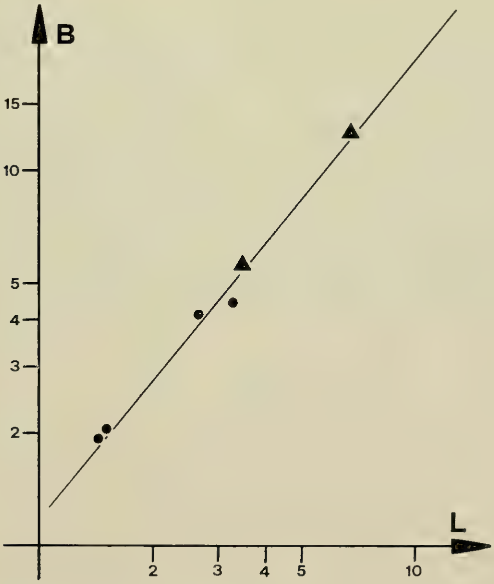


Abb. 10. Scutum-Länge (L: Abszisse) gegen Scutum-Breite (B: Ordinate) im logarithmischen Koordinatensystem (Einheit: mm). — Kreise: *Phrynus resinae* aus Dominikanischem Bernstein; Dreiecke: *Phrynus marginemaculatus* aus der Dominikanischen Republik. Alle Werte (Tabelle 1) liegen auf derselben Geraden.

4. Literatur

PETRUNKEVITCH, A. (1971): Chiapas amber spiders II. — Univ. Calif. Publ. Ent., **63**: 1—44; Berkeley.

QUINTERO, D. (1981): The amblypygid genus *Phrynus* in the Americas (Amblypygi, Phrynidae). — J. Arachnol., **9**: 117—166; Lubbock/Texas.

SCHAWALLER, W. (1979): Erstnachweis der Ordnung Geißelspinnen in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Amblypygi). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **50**: 1—12; Stuttgart.

WEYGOLDT, P. (1970): Lebenszyklus und postembryonale Entwicklung der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* C. L. KOCH (Chelicerata, Amblypygi) im Laboratorium. — Z. Morph. Tiere, **67**: 58—85; Berlin.

— (1972): Charontidae (Amblypygi) aus Brasilien. Beschreibung von zwei neuen *Charinus*-Arten, mit Anmerkungen zur Entwicklung, Morphologie und Tiergeographie und mit einem Bestimmungsschlüssel für die Gattung *Charinus*. — Zool. Jb. Syst., **99**: 107—132; Jena.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 87	21 S.	Stuttgart, 1. 8. 1982

SMITHSONIAN
MAY 10 1983
LIBRARIES

Das wirkliche Fundniveau von *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea, Mittl. Jura) am locus typicus

The real stratigraphic position of *Ammonites aspidoides* OPPEL (Ammonoidea, Middle Jurassic) at the locus typicus

Von Gerd Dietl, Ludwigsburg

Mit 3 Tafeln und 4 Abbildungen

Summary

Recent collecting bed by bed in the layers of the Bajocian and Bathonian in Bopfingen-Oberdorf at the Ipf, eastern Swabian Alb (SW Germany) yielded the surprising result that the lectotype of *Oxycerites aspidoides* (OPPEL) must be from the upper part of the „Parkinsonien-Oolith“ (transition *parkinsoni/zigzag* Zone; transition Bajocian/Bathonian). Therefore O. *aspidoides* cannot be further more the index-fossil of the *aspidoides* Zone (Upper Bathonian). Detailed morphological comparances on the base of the lectotype and new collected material show that O. *aspidoides* differs sufficiently from the *Oxycerites* which occur in the Upper Bathonian and were regarded uncorrectly as the same species thus far. The *Oxycerites* of the middle part of the Upper Bathonian can be identified with the species O. *orbis* (GIEBEL). These forms may be retained as index of the middle part of the Upper Bathonian, the name of which consequently must be changed into *orbis* Zone. The problems of the former *aspidoides* Zone (= now *orbis* Zone) are discussed herein in detail in regard of the Southwest German „Aspidoides-Oolith“ (Upper Bathonian).

Zusammenfassung

Während neuer Grabungen in Bopfingen-Oberdorf am Ipf, östliche Schwäbische Alb, in den Schichten des Bajocium und Bathonium wurde die überraschende Feststellung gemacht, daß OPPELS Lectotypus zu *Oxycerites aspidoides* nur aus dem dortigen oberen Parkinsonien-Oolith (Übergang *parkinsoni-/zigzag*-Zone; Übergang Bajocium/Bathonium) stammen kann. O. *aspidoides* kann somit nicht mehr Indexfossil der *aspidoides*-Zone (mittleres Ober-Bathonium) sein. Genaue morphologische Untersuchungen ergaben überdies, daß sich O. *aspidoides* auf der Basis des Lectotypus und der Neufunde hinreichend von den bisher fälschlicherweise nach dieser Art bestimmten Oxyceriten des Ober-Bathonium unterscheidet. Diese werden zu der von GIEBEL (1852) aufgestellten Art *Oxycerites orbis* gestellt und vorläufig weiterhin als Indexfossil für das mittlere Ober-Bathonium beibehalten. So kann die frühere *aspidoides*-Zone als *orbis*-Zone weitergeführt werden. Die Problematik der ehemaligen *aspidoides*- bzw. neuen *orbis*-Zone wird anhand der Verhältnisse im südwestdeutschen „Aspidoides"-Oolith ausführlicher diskutiert.

Einleitung

Im Rahmen einer Neubearbeitung der Schichtenfolge und Ammonitenfauna des mittleren Doggers (Bajocium und Bathonium) im Bereich der östlichen Schwäbischen Alb wurden 1981 mehrtägige Grabungen in Bopfingen-Oberdorf am Ipf durchgeführt. In Baugruben und Handschürfen konnten dabei an die 1000 zum Teil bis auf den Zentimeter genau horizontierte Ammoniten geborgen werden. Die Ergebnisse dieser Grabungsserie sollen an anderer Stelle dargestellt werden. Gegenstand vorliegender Arbeit ist nur das überraschend tiefe stratigraphische Vorkommen von *Oxycerites aspidoides* (Oppel), das in Bopfingen-Oberdorf festgestellt wurde. Seine Konsequenzen für die *aspidoides*-Zone, eine nordwesteuropäische Standard-Zone, läßt eine solche Hervorhebung angebracht erscheinen.

Im Text benützte Abkürzungen:

Dm = Durchmesser
Nw = Nabelweite
Wh = Windungshöhe
Wb = Windungsbreite
$\frac{R/U}{2}$ = Zahl der Rippen pro halben Umgang

Sämtliche Maße werden in Zentimeter (cm) angegeben. Die Maßangaben zur Nw, Wh und Wb in den Maßtabellen stellen jeweils den prozentualen Anteil am Durchmesser (Dm = 100 %) dar.

SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart
MZA = Museum zu Allerheiligen, Schaffhausen
GPIT = Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen
BSPM = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München

Dank

Sammlungsmaterial haben zu Vergleichen ausgeliehen Dr. R. Schlatter, Schaffhausen, Dipl.-Geol. W. Riegraf, Tübingen, und Dr. G. Schairer, München. F. Sauter, Aalen, W. Heer, Schwäbisch Gmünd-Straßdorf, und M. Stolmar, Bopfingen-Baldern, gaben wichtige Informationen und gewährten Einblicke in ihre Sammlungen. H. Haehl, Stuttgart, und H. Lumpe, Ludwigsburg, fertigten die Fotos an. M. Kapitzke, Ludwigsburg, präparierte den größten Teil der Funde und war maßgeblich an den Fundbergungen beteiligt. Dr. G. Bloos, Ludwigsburg, sah das Manuskript durch und gab wertvolle Hinweise. Allen genannten Personen sei an dieser Stelle besonders gedankt.

Die bisherigen Auffassungen über *Oxycerites aspidoides* (Oppel)

Oppel (1857: 474) führte ursprünglich seine neue Art *Ammonites aspidoides* ohne Abbildung ein. Zu ihrer stratigraphischen Verbreitung gab er an der zitierten Stelle an: „... beginnt unmittelbar über ... *Amm. Parkinsoni* und erstreckt sich bis unter die Lagen des *Amm. macrocephalus.*" Nach heutiger biostratigraphischer Interpretation hätte damit *Ammonites aspidoides* eine Reichweite von über 4 Ammoniten-Zonen. Eine so große stratigraphische Reichweite besitzt kaum eine Ammoniten-Art des Juras mit Ausnahme der Lytoceraten und Phylloceraten. Es ist also zu vermuten, daß Oppel (1857) schon Funde verschiedener systematischer Zugehörigkeit aus zeitlich weit auseinanderliegenden Horizonten in seiner neuen Art vereint hat. Oppel (1862: 148) beschränkte dann die stratigraphische Reichweite seiner Art auf „... die obersten Schichten der Bathgruppe ...“ und präzisierte im gleichen Werk das Fundalter wie folgt: „*Amm. aspidoides* ist eine der bezeichnendsten Arten für die unmittelbar unter der Zone des *Amm. macrocephalus* liegenden Schichten ...“.

Im selben Werk bildete dann Oppel (1862: Taf. 47, Fig. 4a, b) von seinen Syntypen ein Exemplar vom Nipf (= Ipf) bei Bopfingen, östliche Schwäbische Alb, ab. Dieses Exemplar bestimmte Rollier (1911: 306) zum Lectotypus von *Ammonites aspidoides.* Oppel (1862: Erläuterung zu Taf. 47, Fig. 4a, b) machte zu diesem Exemplar die folgenden Angaben über das Fundniveau: „Bath-Gruppe ... Mit *Amm. Württembergicus* ... in demselben Lager“. Das stratigraphische Vorkommen von *Parkinsonia* (*Oraniceras*) *wuerttembergica* ist nach den Angaben von Hahn (1968) recht klar (*zigzag*-Zone, Unter-Bathonium); eigene Funde bestätigen dies (vgl. Abb. 1). Die Art hat am Ipf ihr Vorkommen im höheren Teil der basalen Tonmergel des Varians-Ooliths (Schicht 2 in Abb. 1), die dort unmittelbar auf den Parkinsonien-Oolith folgen. Auf die Schicht 3 folgen dann weitere geringmächtige Eisenoolith-Horizonte des höchsten Unter-Bathonium und Mittel-Bathonium.

Nach diesen stratigraphischen Befunden müßte also der Lectotypus zu *Oxycerites aspidoides* auf der Basis der Angaben von Oppel (1862) aus dem mittleren Bereich des Unter-Bathonium stammen. Hier ergeben sich nun allerdings Widersprüche zwischen den von Oppel jeweils gemachten Angaben zum stratigraphischen Niveau seines *Ammonites aspidoides.* Für ihn selbst bestanden aber diese Widersprüche nicht, wie aus seinem folgenden Zitat (Oppel 1857: 475) hervorgeht: „Auch am Nipf bei Bopfingen findet sich *Amm. Württembergicus* immer unmittelbar unter den Macrocephalusschichten ...“. Oppel hielt also fälschlicherweise *P.* (*O.*) *wuerttembergica* für eine Ammoniten-Art des Ober-Bathonium, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß diese Art am Ipf, aufgrund der dort sehr geringen Mächtigkeiten im Bathonium, ihr stratigraphisches Niveau in der Tat nur wenig unterhalb des Macrocephalen-Ooliths hat (vgl. Abb. 1). Nach diesen Darlegungen muß man also davon ausgehen, daß Oppel (1857) eigentlich unter dem Artnamen *Ammonites aspidoides* die großwüchsigen Oxyceriten des mittleren Ober-Bathonium beschreiben wollte, aber später in der nachträglich gegebenen Abbildung (Oppel 1862) unglücklicherweise eine recht ähnliche Form aus dem Unter-Bathonium dargestellt hat, die nun als Typus gilt.

So ist es nicht weiter verwunderlich, daß in der älteren Literatur die Meinungen über *Oxycerites aspidoides* und dessen stratigraphisches Lager weit auseinandergehen. Nach Auffassung von Waagen (1864), Schloenbach (1865), Rollier (1909; 1911), Roemer (1911), Wetzel (1950) und vielen anderen Autoren ist *Oxycerites aspidoides* eine typische Form des Ober-Bathonium. Andere Autoren dagegen, wie z. B. Schlippe (1888) und Engel (1908), folgen der Auffassung von Oppel (1857) und geben *Oxycerites aspidoides* sowohl aus dem Unter-Bathonium als auch aus dem Ober-Bathonium an. Wieder andere Autoren, z. B. Dorn (1927) und Schmidtill & Krumbeck (1931), geben *Oxycerites aspidoides* gar aus dem Ober-Bajocium an. Über einen Teil dieser Kontroversen haben schon de Grossouvre (1930: 376—377), W. Wetzel (1924: 163) und Arkell (1951: 64) ausführlicher berichtet.

Arkell (1951: 63) glaubte das Problem auf folgende Weise lösen zu können. Er ging davon aus, daß niemand am Ipf das genaue biostratigraphische Alter des Lectotypus nachweisen könne, da dort die Schichtenfolge stark kondensiert sei. Er stützte sich daher allein auf die von Oppel (1862) in der Artbeschreibung gemachte Angabe, *Ammonites aspidoides* sei eine Art des Ober-Bathonium. Auf dieser Basis verglich nun Arkell (1951) seine englischen Funde großwüchsiger Oxyceriten mit dem Oppel'schen Lectotypus. Er kam hierbei anhand der englischen Funde aus dem „Twinhoe Ironshot" zu dem Ergebnis, daß *Oxycerites aspidoides* sein Vorkommen zwischen dem von *Tulites subcontractus* und *Clydoniceras discus* habe (Arkell 1950: Tab. 1).

Seit Arkell (1950; 1951; 1956) stand damit für die meisten neueren Autoren wie z. B. Westermann (1958), Cox (1964), Wendt (1964), Stephanov (1966), Buck, Hahn & Schädel (1966) und Hahn & Schädel (1967) fest, daß *Oxycerites aspidoides* nur im mittleren Ober-Bathonium vorkommt. Dem standen aber die Angaben von Elmi & Mangold (1966) gegenüber, daß in Frankreich *Oxycerites aspidoides* nur im basalen Bereich der *zigzag*-Zone (Unter-Bathonium) vorkomme. Diese Feststellung war für Hahn (1968) der Anlaß, am locus typicus, dem Ipf, eine Grabung im Bathonium durchzuführen, um endgültige Klarheit über das wahre Fundalter von *Oxycerites aspidoides* zu bekommen. Aufgrund dieser Grabung glaubte nun Hahn (1968), daß *Oxycerites aspidoides* tatsächlich nur aus seiner Schicht 5 (Hahn 1968: Abb. 3 = Schicht 6 in Abb. 1 vorliegender Arbeit) stammen könne, die er aufgrund der darüber und darunter liegenden Ammoniten in das Ober-Bathonium stellte. Offensichtlich erhielt Torrens (1971: 593; diese Arbeit wurde bereits 1967 zum Druck eingereicht) noch vor Veröffentlichung der Hahn'schen Ergebnisse Kenntnis davon und konnte deshalb schreiben: „The problem has now been conclusively resolved and the term *Aspidoides* Zone can continue to be used". Die gleiche Vorinformation erhielt auch Elmi (1967) und revidierte die von Elmi & Mangold (1966) gemachten Bestimmungen von *Oxycerites aspidoides.*

Über die Neufunde von *Oxycerites aspidoides* am locus typicus

Schon während der Grabungsarbeiten am Ipf fiel auf, daß in dem dortigen, etwa 90 cm mächtigen Parkinsonien-Oolith (überwiegend *parkinsoni*-Zone), der sich in mehrere Bänke untergliedern läßt, in einem Niveau von etwa 60—70 cm über der Basis (vgl. Abb. 1) verhältnismäßig großwüchsige Oxyceriten relativ häufig sind. Dieses Vorkommen von Oxyceriten im Parkinsonien-Oolith war bisher von dort in der Literatur nicht bekannt. Bei dem Versuch, diese Oxyceriten zu bestimmen, stellte sich überraschenderweise heraus, daß sie sich am besten mit der Abbildung des Lectotypus zu *Ammonites aspidoides* Oppel (1962: Taf. 47, Fig. 4a, b) vergleichen ließen. Ein direkter Vergleich mit dem Original bestätigte dann auch in Hinsicht auf Erhaltung und Einbettungsgestein, daß der Oppel'sche Typus, der ja ebenfalls vom Ipf stammt, nur aus dem dortigen Parkinsonien-Oolith kommen kann. Das genaue biostratigraphische Alter der Fundschicht läßt sich als Übergangsbereich *parkinsoni-/zigzag*-Zone angeben, wobei das Hauptvorkommen der horizontierten Neufunde von *Oxycerites aspidoides* noch im obersten Bereich der *parkinsoni*-Zone liegen dürfte. Die Hauptschwierigkeit einer genauen Fundaltersangabe liegt darin, daß im neu untersuchten Profil von Bopfingen-Oberdorf am Ipf die Grenze *parkinsoni-/zigzag*-Zone nicht genau festgelegt werden kann, da in diesem Bereich die für die stratigraphische Einstufung wichtigen Ammoniten fehlen. Unmittelbar über dem Vorkommen von *Oxycerites aspidoides* kommen am Ipf in den obersten 10—20 cm des Parkinsonien-Ooliths (Schicht 1 in Abb. 1) Parkinsonien vor, die eindeutig die *convergens*-Subzone belegen. Diese Subzone war bisher aus dem Bereich des Schwäbischen Juras nicht nachgewiesen (vgl. Hahn 1968).

Das eigentliche Fundniveau von *Oxycerites aspidoides* liegt damit nur 20—25 cm unter dem von Oppel (1862) zum Lectotypus angegebenen. Die neuen Beobachtungen stimmen mithin mit denen von Dorn (1927), Schmidtill & Krumbeck (1931) und Elmi & Mangold (1966) überein. Faßt man die Ergebnisse aller dieser genannten Arbeiten zusammen, so ergibt sich für die Verbreitung von *Oxycerites*

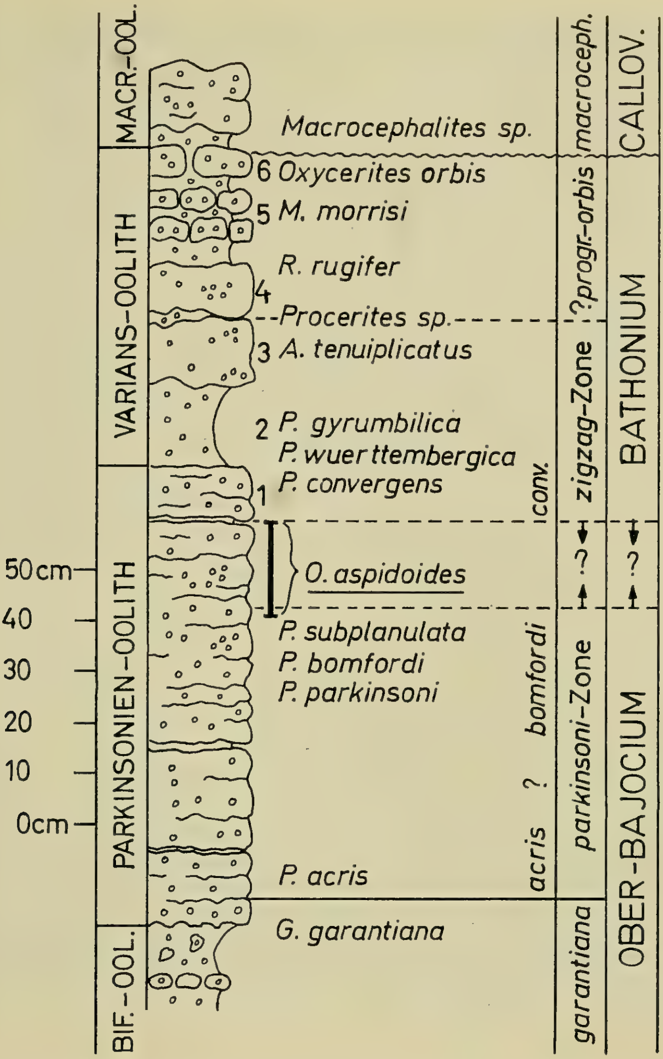

MACR.-OOL.
VARIANS-OOLITH
PARKINSONIEN-OOLITH
BIF.-OOL.
50cm
40
30
20
10
0cm
Macrocephalites sp.
6 Oxycerites orbis
5 M. morrisi
R. rugifer
4
Procerites sp.
3 A. tenuiplicatus
2 P. gyrumbilica
P. wuerttembergica
1 P. convergens
O. aspidoides
P. subplanulata
P. bomfordi
P. parkinsoni
P. acris
G. garantiana
conv.
acris ? bomfordi
macroceph.
?progr.-orbis
zigzag-Zone
?
parkinsoni-Zone
garantiana
CALLOV.
BATHONIUM
?
OBER-BAJOCIUM

Abb. 1. Stratigraphie und Verbreitung der wichtigsten Leitammoniten, darunter die von *Oxycerites aspidoides* (Oppel), in der Schichtenfolge des Ober-Bajocium bis Unter-Callovium von Bopfingen-Oberdorf am Ipf, östl. Schwäb. Alb. Die einzelnen Schichten wurden nach Vorschlägen von Bentz (1924) bezeichnet.

Abkürzungen:

MACR.-OOL. = Macrocephalen-Oolith
BIF.-OOL. = Bifurcaten-Oolith (ungefähr = Subfurcaten-Oolith)
conv. = *convergens*-Subzone
?progr.-orbis = *?progracilis*-Zone — *orbis*-Zone (= bisherige *aspidoides*-Zone)
M. = *Morrisiceras*
R. = *Rugiferites*
A. = *Asphinctites*
P. = *Parkinsonia*
O. = *Oxycerites*
G. = *Garantiana*

aspidoides, daß diese Art in der höchsten *parkinsoni*-Zone einsetzt und wahrscheinlich noch bis in den tiefsten Bereich der *zigzag*-Zone hineinreicht.

Diese Feststellung steht nun im Gegensatz zu den Beobachtungen und Angaben von HAHN (1968). HAHN (1968) beschränkte sich bei seinen Grabungen am Ipf aber offensichtlich auf die Schichtenfolge des Varians-Ooliths (vgl. Abb. 1). Ihm fehlte Vergleichsmaterial aus dem Parkinsonien-Oolith. Nur so ist es zu verstehen, weshalb HAHN (1968) aufgrund des Gesteinsvergleichs glaubte, der Lectotypus von *Oxycerites aspidoides* könne nur aus seiner Bank Nr. 5 des Ober-Bathonium (HAHN 1968: Abb. 3) stammen. In der Tat kommen in diesem Bereich am Ipf ebenfalls großwüchsige Oxyceriten vor, z. B. ein fragmentäres Exemplar von ursprünglich wohl über 25 cm Durchmesser (GPIT Nr. 1568/1), die aber denen des Aspidoides-Ooliths der südwestlichen Schwäbischen Alb gleichen. Das Tübinger Exemplar (GPIT Nr. 1568/1) zeigt zudem anhand von noch anhaftenden Gesteinsresten, daß der Lectotypus zu *Oxycerites aspidoides* mit Sicherheit nicht aus diesem Niveau stammen kann. HAHN konnte zudem nicht die morphologischen Unterschiede zwischen den Oxyceriten des Ober-Bathonium und denen des Parkinsonien-Ooliths bemerken, da ihm zu Vergleichszwecken aus letzterem als einziges Exemplar nur das OPPEL'sche Original zur Verfügung gestanden haben dürfte. Es fällt auf, daß HAHN (1968) kein Exemplar der Oxyceriten aus seiner Ober-Bathonium-Fundschicht vom Ipf abgebildet hat, obwohl ein solcher Beleg nahegelegen hätte für seine Behauptung, OPPELS Lectotypus könne nur aus dem dortigen Ober-Bathonium stammen.

Die Neufunde von O. *aspidoides* im Vergleich mit dem Lectotypus

Die Zahl der horizontierten Neufunde aus dem Parkinsonien-Oolith von Bopfingen-Oberdorf am Ipf beträgt 11. Mit unhorizontiertem Material aus den Sammlungen von F. SAUTER, Aalen, M. STOLMAR, Bopfingen-Baldern, W. HEER, Schwäbisch-Gmünd–Straßdorf, dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart und dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Tübingen sind es insgesamt 22 Exemplare, die untersucht werden konnten. *Oxycerites aspidoides* scheint also im Parkinsonien-Oolith des Gebiets um den Ipf relativ häufig zu sein.

Da die fotografische Wiedergabe des Lectotypus zu *Oxycerites aspidoides* durch WESTERMANN (1958) ganz unbefriedigend ist, wurde das Original in vorliegender Arbeit (Abb. 2) erneut abgebildet. In der neuen Abbildung ist nun die verhältnismäßig kräftige Berippung der Art zu sehen. Diese Berippung zeigt auch der größenmäßig am besten vergleichbare Neufund (Exemplar von Taf. 1, Fig. 1a, b, c) aus dem Parkinsonien-Oolith vom Ipf. Von dem Neufund (Taf. 1) sind die Ansichten beider Seiten dargestellt, da sie Unterschiedliches zeigen. Die in Fig. 1a dargestellte Seite ist im Gegensatz zu Fig. 1b vollständig freigelegt, jedoch sind die Rippen durch die Präparationsmethode (Schaben) ziemlich beschädigt. Sie wirken hier deshalb breiter und flacher, als beim Lectotypus. Auf einem Teil der Gegenseite (Fig. 1b) konnte die Skulptur auf andere Weise freigelegt werden; die Rippen zeigen hier die wirkliche, mit dem Lectotypus übereinstimmende Form.

Auch im Querschnitt sind zwischen dem Neufund (Taf. 1, Fig. 1c) und dem Lectotypus (Abb. 2b) keine Unterschiede festzustellen. Den Zerschlitzungsgrad der Lobenlinie von *Oxycerites aspidoides* kann man am besten an dem horizontierten Neufund von Taf. 2, Fig. 1 erkennen. Auf Taf. 2, Fig. 2 und 3 sind außerdem noch zwei Innenwindungen (beides horizontierte Neufunde) von *Oxycerites aspidoides* abgebildet.

Bei den Grabungsarbeiten fanden sich im Fundniveau von *Oxycerites aspidoides* noch andere Oxyceriten, wie z. B. ein Exemplar von *Oxycerites* cf. *fallax* (GÉUR.) mit

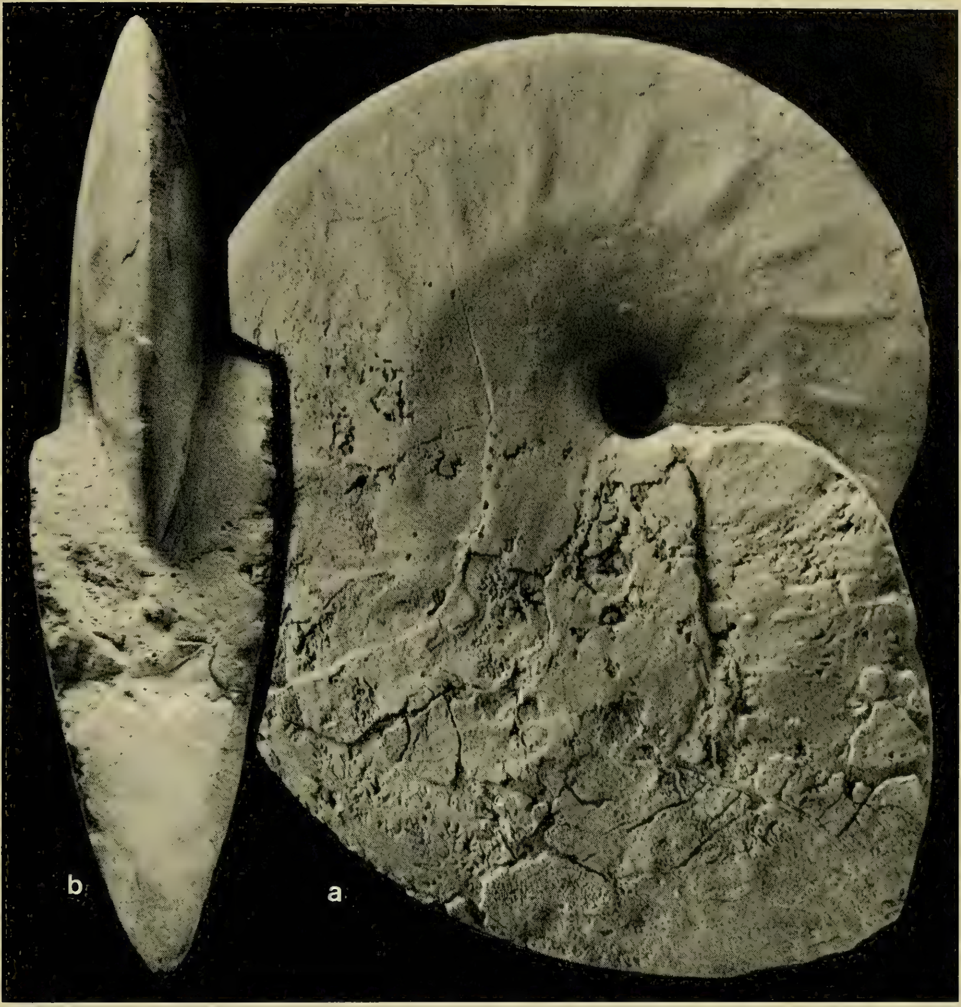


Abb. 2. *Oxycerites aspidoides* (Oppel), Lectotypus. Original zu Oppel (1862: Taf. 47, Fig. 4a, b). Ipf bei Bopfingen, östl. Schwäb. Alb. BSPM Nr. AS VIII 24.
a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. — x1.

wesentlich dichterer Berippung auf den Innenwindungen und einem schmaleren Querschnitt, wie ihn auch die Abbildung von d'Orbigny (1844—1851: Taf. 131) zeigt. *Oxycerites aspidoides* gehört aufgrund seiner Morphologie und seines stratigraphischen Vorkommens in den Formenkreis um *Oxycerites fallax* (Géur.), *Oxycerites waterhousei* (Lyc. & Morr.) und *Oxycerites plicatellus* (Gemm.).

Die Unterschiede zu *Oxycerites fallax* wurden bereits genannt. Die Innenwindungen von *Oxycerites waterhousei* sind wesentlich dichter berippt. *Oxycerites plicatellus* unterscheidet sich auf der Basis des von Wendt (1964) abgebildeten Lectotypus durch den engeren Nabel und die offensichtlich nicht ganz so stark zerschlitzte Lobenlinie. *Oxycerites limosus* Buckm. unterscheidet sich durch den Besitz von Fiederrippen. „*Oxycerites aspidoides* var. *bajociensis*, nov. var.“ nach Favre (1912: 26, Taf. 1, Fig. 7) ist eine *Oppelia* s. str. der *subradiata*-Gruppe. *Oxycerites aspidoides* dürfte von allen genannten Arten am großwüchsigsten sein. Am Beispiel des Lectotypus und auch des Neufunds von Taf. 1, die beide noch vollkommen gekammert sind, ergeben sich Hinweise auf einen Adultdurchmesser von mindestens 14 cm. Die Unterschiede von *Oxycerites aspidoides* zu den großwüchsigen Oxyceriten aus dem Ober-Bathonium werden im folgenden Kapitel anhand von horizontiertem Material aus dem südwestdeutschen Aspidoides-Oolith demonstriert.

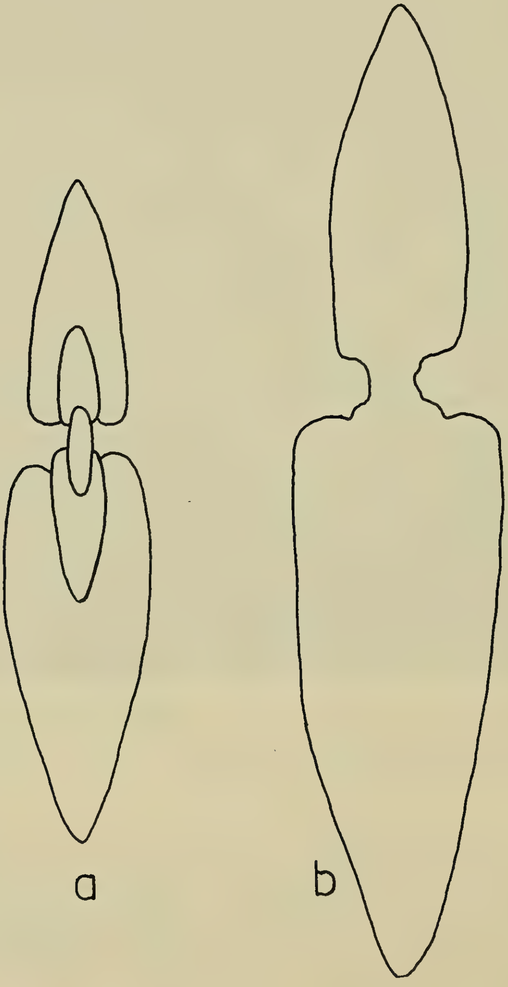


Abb. 3. Windungsquerschnitte (in nat. Größe) von *Oxycerites aspidoides* (OPPEL).
a: Neufund. Ober-Bajocium (*parkinsoni*-Zone, *bomfordi*-Subzone), 60 cm über Unterkante des Parkinsonien-Ooliths. Bopfingen-Oberdorf am Ipf (im Brandströmweg). SMNS Nr. 26554.
b: Lectotypus. Original zu OPPEL (1862: Taf. 47, Fig. 4a, b). BSPM Nr. AS VIII 24.

Maße: *Oxycerites aspidoides*

Sammlung	Dm	Nw	Wh	Wb	R/U/2
BSPM Nr. AS VIII 24 (Lectotypus)	12,9 cm	6,9 %	57,3 %	24,8 %	9
SMNS Nr. 26551 (Taf. 1, Fig. 1a, b, c)	12,9 cm	6,8 %	57,5 %	24,0 %	9
SMNS Nr. 26555 (Taf. 2, Fig. 1a, b)	11,8 cm	6,9 %	56,7 %	24,7 %	9
Exemplar in Slg. W. HEER	7,92 cm	6,9 %	56,8 %	23,1 %	8—9
SMNS Nr. 26552 (Taf. 2, Fig. 2)	5,42 cm	7,7 %	57,1 %	24,3 %	8—9
SMNS Nr. 26553 (Taf. 2, Fig. 3)	5,10 cm	6,3 %	59,8 %	20,6 %	8—9

Vergleich von O. *aspidoides* mit den Oxyceriten aus dem Aspidoides-Oolith (mittl. Ober-Bathonium)

Die Art *Oxycerites aspidoides* unterscheidet sich bei genauerer Betrachtung aufgrund des Lectotypus und der Neufunde doch recht deutlich von den bisher fälschlicherweise zu dieser Art gestellten Oxyceriten des Ober-Bathonium, und zwar vor allem in der Berippungsdichte und in der Nabelweite. *Oxycerites aspidoides* ist während der gesamten Ontogenie engnabeliger als die Oxyceriten des Ober-Bathonium. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß der Nabel bei den Exemplaren von Taf. 1, Fig. 1b und Taf. 2, Fig. 1a stellenweise ausgebrochen ist. Die wahre Nabelweite ist in den Abbildungen von Taf. 1, Fig. 1a und Taf. 2, Fig. 2 u. 3 zu entnehmen.

Bei einem Durchmesser zwischen 5—10 cm hat *Oxycerites aspidoides* etwa 9 Rippen pro halben Umgang. Die Berippungsdichte verändert sich also im Verlauf der Ontogenie zumindest in diesem Größenbereich nicht. Die Oxyceriten aus dem Ober-Bathonium sind dagegen auf den Innenwindungen wesentlich dichter berippt; auf vergleichbaren äußeren Windungsstadien ist die Berippungsdichte eher etwas geringer. Bei den Oxyceriten des Ober-Bathonium sind außerdem auf den Innenwindungen die Rippenabstände unregelmäßig. Der Windungsquerschnitt unterscheidet sich zwischen beiden Formen nur gering oder gar nicht (vgl. Abb. 3 mit Abb. 4). Ein weiterer, wenn auch geringfügiger Unterschied besteht darin, daß bei *Oxycerites aspidoides* im Alter die Rippen etwas kräftiger zu sein scheinen.

In der Adultgröße unterscheiden sich beide Gruppen wahrscheinlich wieder deutlicher. So werden die Oxyceriten aus dem Ober-Bathonium mit ziemlicher Sicherheit erheblich größer, wie an einem vorliegenden Exemplar aus dem Aspidoides-Oolith von Bisingen-Thanheim zu ersehen ist, das bei einem Durchmesser von etwa 21 cm noch vollkommen gekammert ist. Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Formen, nur zu sehen bei Schalenerhaltung, liegt darin, daß bei den Oxyceriten des Aspidoides-Ooliths die Rippen fiederartig aufgefächert sind, wie z. B. in Abb. 4c schematisch dargestellt.

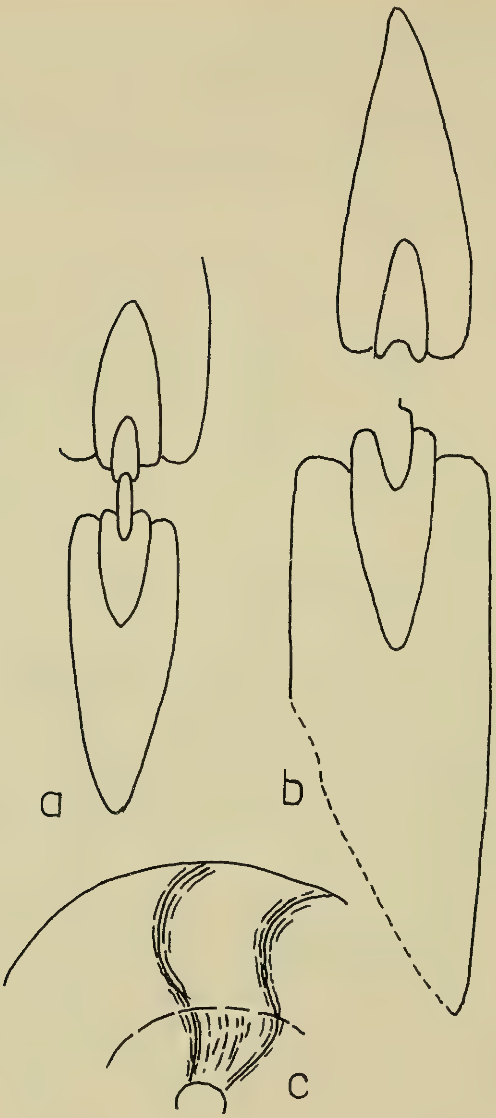


Abb. 4. Windungsquerschnitte und Skulpturbild (in nat. Größe) von *Oxycerites orbis* (Giebel).
a: SMNS Nr. 26550/1. Ober-Bathonium (*orbis*-Zone = bisherige *aspidoides*-Zone), oberste Bank des „Aspidoides"-Ooliths. Im Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim (Zollernalb, SW-Deutschland).
b: SMNS Nr. 26550/2. Ober-Bathonium (*orbis*-Zone = bisherige *aspidoides*-Zone), oberste Bank des „Aspidoides"-Ooliths. Im Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim (Zollernalb, SW-Deutschland).
c: Schematische Darstellung der Fiederstreifung im Bereich der Rippen, nur bei Schalenexemplaren mittlerer Größe zu beobachten.

Maße: *Oxycerites orbis*

Sammlung	Fundort	Dm	Nw	Wh	Wb	$R/\frac{U}{2}$
SMNS Nr. 26545	Bisingen-Thanheim	16,9 cm	7,8 %	54,0 %	20,7 %	fast glatt
SMNS Nr. 26556/3	Dangstetten/Klettgau	14,1 cm	8,2 %	57,4 %	—	6
SMNS Nr. 26546	Bisingen-Thanheim	12,7 cm	8,0 %	57,5 %	—	6
SMNS Nr. 26556/3	Bisingen-Thanheim	10,6 cm	10,2 %	56,6 %	21,7 %	6
SMNS Nr. 26556/2	Bisingen-Thanheim	7,7 cm	10,3 %	57,7 %	22,1 %	6—7
SMNS Nr. 26548	Bisingen-Thanheim	5,9 cm	11,9 %	54,9 %	—	9
SMNS Nr. 26547	Bisingen-Thanheim	4,8 cm	12,6 %	54,7 %	—	12

Zur Benennung der bisher fälschlicherweise als O. *aspidoides* bestimmten Oxyceriten aus dem Ober-Bathonium

Wie aus den vorangegangenen Kapiteln ersichtlich, ist *Oxycerites aspidoides* eine Form des höchsten Ober-Bajocium, die allenfalls gerade noch in das unterste Bathonium hineinreicht. Ihre Unterschiede zu den bisher fälschlicherweise als *Oxycerites aspidoides* bestimmten Formen des Ober-Bathonium sind unter Würdigung der ohnehin nicht großen Verschiedenheit zwischen den einzelnen Arten der Gattung *Oxycerites* verhältnismäßig deutlich. Somit können die Oxyceriten des Ober-Bathonium, also auch die aus dem Aspidoides-Oolith von Südwestdeutschland, nicht mehr als *Oxycerites aspidoides* bestimmt werden. Aus diesem Grund wird im Folgenden der Schichtname Aspidoides-Oolith in Anführungszeichen gesetzt.

Die erste Abbildung und Beschreibung eines großwüchsigen Oxyceriten aus dem Ober-Bathonium hat v. Buch (1830) gegeben. Er bestimmte seinen Fund allerdings fälschlicherweise als *Ammonites discus* Sow., obwohl er selbst schon recht deutlich Unterschiede in der Lobenlinie und gewisse Abweichungen in der Skulptur sah. Quenstedt (1846: 124, Taf. 8, Fig. 12) veröffentlichte dann erneut einen Oxyceriten aus dem „Braun. Jur. ε mit *Macrocephalus*", und zwar von einer Fundstelle bei Birmenstorf/Aargau, Schweiz. Erni (1941), der diese Fundstelle nachuntersuchte, bestätigte, daß es sich bei dem von Quenstedt (1846) abgebildeten Exemplar nur um eine Form aus dem Ober-Bathonium handeln könne, die dort ihr stratigraphisches Lager unmittelbar unter dem Macrocephalen-Oolith habe. Wohl in Anlehnung an v. Buch (1830) benannte Quenstedt (1846) sein Exemplar aus der Schweiz als *Ammonites discus complanatus* und drückte zugleich mit dem Drittnamen aus, daß es sich bei dieser Form um etwas Neues handeln könnte. Leider steht aber dieser Drittname zur Benennung nicht zur Verfügung, da, wie schon Arkell (1951: 64) zu Recht festgestellt hatte, dieser bereits mehrfach präokkupiert ist. Es war dann Giebel (1852: 500) der sich wieder mit den Oxyceriten beschäftigt hat und auf der Basis des Quenstedt'schen *Amm. discus complanatus* den neuen Namen *Ammonites orbis* einführte. Im Sinne von Giebel (1852) bestimmte dann z. B. schon v. Seebach (1864: 146) seine Funde von *Oxycerites.* Nach diesem Sachverhalt sind nun also die fälschlicherweise als *Oxycerites aspidoides* beschriebenen Oxyceriten des Ober-Bathonium mit dem von Giebel (1852) eingeführten Artnamen *Ammonites orbis* zu bestimmen. Ob die von Elmi (1967) aufgestellte Art *Oxycerites oppeli* aus dem französischen Ober-Bathonium nicht nur eine innerartliche Variante von *Oxycerites orbis* ist, müssen zukünftige detaillierte Untersuchungen erweisen.

Zur Neubenennung der *aspidoides*-Zone

Die von Arkell (1950; 1956) als Standard-Zone eingeführte *aspidoides*-Zone (mittleres Ober-Bathonium) geht auf Oppel (1857; 1862) zurück. Ihr namengebendes Indexfossil ist *Ammonites aspidoides* OPPEL. Da diese Art nun, wie in den vorangegangenen Kapiteln dargestellt, nicht in der nach ihm benannten *aspidoides*-Zone (mittleres Ober-Bathonium), sondern in Wirklichkeit stratigraphisch wesentlich tiefer, nämlich im Grenzbereich *parkinsoni-/zigzag*-Zone (Bajocium/Bathonium-Grenzbereich) vorkommt, kann sie als Leitfossil nicht mehr beibehalten werden. Denn es ist ja nicht möglich, eine Zone nach einem Fossil zu benennen, das in ihr gar nicht vorkommt. Ähnliche Fälle in der jüngeren Vergangenheit waren die alte *sowerbyi*-Zone = heute *laeviuscula*-Zone (siehe PARSONS 1974) und die alte *subfurcatum*-Zone = heute *niortense*-Zone (siehe DIETL 1981).

Für die alte *aspidoides*-Zone bietet sich als nächstliegende Lösung an, die bisher fälschlicherweise als *Oxycerites aspidoides* bestimmten Oxyceriten des Ober-Bathonium weiterhin als Leitfossilien beizubehalten, und zwar unter dem von GIEBEL (1852) für diese Ammoniten-Gruppe eingeführten Namen *Oxycerites orbis* (siehe vorangegangenes Kapitel). Die seitherige *aspidoides*-Zone wäre damit in *orbis*-Zone umzubenennen. Voll befriedigt diese Lösung allerdings nicht, solange man nur die Verhältnisse in Südwestdeutschland berücksichtigt. An die Ober- und Unterseite des dortigen „Aspidoides"-Ooliths sind nämlich wahrscheinlich mehr oder weniger große Schichtlücken geknüpft.

So folgt in den meisten Gebieten des Schwäbischen Juras unmittelbar auf den „Aspidoides"-Oolith, unter Wegfall der *discus*-Zone, der Macrocephalen-Oolith. Nur der Neufund eines ausgezeichnet erhaltenen und sehr typischen *Clydoniceras discus* (SMNS Nr. 26557), den E. SPOHN vor wenigen Jahren in einer Baugrube in Albstadt-Lautlingen geborgen hat, gibt Hinweise darüber, daß die *discus*-Zone zumindest im Gebiet des Eyachtals (Balinger Alb/SW-Deutschland) mit wenig Sediment überliefert ist. Dieser Neufund trägt nämlich noch Reste vom Einbettungsgestein, das weder mit dem dortigen „Aspidoides"-Oolith noch mit dem Macrocephalen-Oolith übereinstimmt. Demnach müßte dort zwischen beiden Horizonten ein weiterer, wenn auch offensichtlich sehr geringmächtiger Horizont der *discus*-Zone vorkommen. Dies bestätigt auch der Umstand, daß alle bisherigen Funde von *Clydoniceras* in Südwestdeutschland aus dieser Fundgegend stammen (vgl. RIEBER 1961; HAHN 1971). Es sieht also so aus, als ob in den Gebieten, wo man bisher keinen *Clydoniceras discus* gefunden hat, und der „Aspidoides"-Oolith unmittelbar unter dem Macrocephalen-Oolith liegt, entweder die Sedimente der *discus*-Zone abgetragen oder gar nie zur Ablagerung gekommen sind.

Die Frage der Ober-Grenze der *orbis*-Zone kann also anhand des südwestdeutschen „Aspidoides"-Ooliths nicht beantwortet werden. Aus der benachbarten Nordschweiz liegen hierzu etwas mehr Informationen vor. ERNI (1941: 162) beschrieb aus dem Gebiet des Unteren Hauensteins einen Horizont, in dem *„Oxycerites aspidoides"* (= *O. orbis*) zusammen mit *Hemigarantia julii*, „Strenoceraten" (= *Epistrenoceras*) und Clydoniceraten vorkommt. Falls es sich bei dieser Faunenzusammensetzung nicht um eine Kondensation handelt, die man in der Eisenoolith-Fazies des „Aspidoides"-Ooliths nie ganz ausschließen kann, hätten wir hier ein mögliches Beispiel für den Übergangsbereich *orbis-/discus*-Zone.

Wie über die Obergrenze, so läßt sich auch über die Untergrenze einer *orbis*-Zone am Beispiel des südwestdeutschen „Aspidoides"-Ooliths nichts Genaueres aussagen. Im Gebiet der mittleren und südwestlichen Schwäbischen Alb beschränken sich die Ammoniten wie *Oxycerites orbis* und *Oecotraustes maubeugi* neben verschiedenen Perisphincten-Arten auf die oberste Bank des „Aspidoides"-Ooliths (vgl. DIETL 1981). Unmittelbar unter dieser Bank fand sich bis heute kein näher bestimmbarer Ammonit, der sichere Hinweise auf die Grenze zur *retrocostatum*-Zone geben könnte, die zudem in diesem Gebiet bisher nicht sicher nachgewiesen wurde. Ammoniten der *retrocostatum*-Zone, wie *Prohecticoceras retrocostatum* (siehe HAHN 1968) und ein kürzlich vom Verfasser in der Sammlung SCHALCH, Schaffhausen/Schweiz, entdecktes *Prohecticoceras ochraceum blanazense* ELMI (MZA Nr. L8/1) sind bisher nur aus dem Gebiet der Wutach bekannt geworden. Beide Funde sind aber unhorizontiert. Anhand von Gesteinsresten, die noch an dem Exemplar aus der Slg. SCHALCH anhaften, ist als Fundniveau der dortige tiefere „Aspidoides"-Oolith wahrscheinlich. Mit diesen Funden und einigen noch nicht ausgewerteten Neufunden aus dem tieferen „Aspidoides"-Oolith des badischen Klettgaus (Slg. Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart) sind natürlich noch keine guten stratigraphischen Hinweise für die Untergrenze einer *orbis*-Zone bzw. Obergrenze der *retrocostatum*-Zone gegeben.

Sollte es sich bei einer Revision der Oxyceriten des Ober-Bathonium zukünftig einmal herausstellen, daß *Oxycerites oppeli* ELMI ein jüngeres Synonym zu *Oxycerites orbis* (GIEBEL) ist, dann wäre anhand der Verhältnisse in Frankreich ein wesentlich besserer Überblick über die wirkliche stratigraphische Verbreitung der Indexart *Oxycerites orbis* gegeben. Vielleicht ergäbe sich dann dort auch ein leichter bestimmbares Indexfossil für den Bereich der ehemaligen *aspidoides*-Zone, sind doch die Arten der Gattung *Oxycerites,* wie oben erwähnt, recht schwer unterscheidbar. Angedeutet sei dies hier mit der von ROMAN (1950: 46) vorgeschlagenen *haugi*-Zone (Indexart: *Epistrenoceras haugi*). Ob diese wirklich ein Äquivalent der *aspidoides*-Zone ist, wie in der Zusammenstellung von TORRENS (1971: Tab. 2) angenommen, müssen zukünftige Untersuchungen in Frankreich erweisen. In diesem Zusammenhang muß natürlich auch an die *histricoides*-Zone bzw. Subzone (Indexart: *Epistrenoceras histricoides*) von COLLIGNON (1958) gedacht werden, aus der z. B. MANGOLD, ELMI & GABILLY (1971: 15) „*O. aspidoides* Auct." [? = O. *orbis*] angaben. Bei der möglichen Wahl einer der genannten *Epistrenoceras*-Arten zur Indexart als Ersatz für *Oxycerites orbis* bestünde aber für weite Bereiche des mitteleuropäischen Bathonium das Problem, daß dort bisher *Epistrenoceras* nicht nachgewiesen werden konnte.

Literatur

ARKELL, W. J. (1951—1958): Monograph of the English Bathonian Ammonites. — Palaeontogr. Soc. **1950—1958:** 1—264, Abb. 1—83, Taf. 1—33; London.

— (1956): Jurassic Geology of the World. 757 S., 27 Tab., 102 Abb., 46 Taf.; London (Oliver & Boyd).

BENTZ, A. (1924): Über Dogger und Tektonik der Bopfinger Gegend. — Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F., **13:** 1—45, 2 Abb., 1 Kt.; Stuttgart.

BUCH, L. v. (1830): Explication de Trois Planches d'Ammonites. — *In:* EWALD, J., ROTH, J. & DAMES, W. (Hrsg.) (1885): Leopold von Buch's gesammelte Schriften. **4/1:** 512 S., 29 Taf.; Berlin (Georg Reimer).

BUCK, E., HAHN, W. & SCHÄDEL, K. (1966): Zur Stratigraphie des Bajocium und Bathonium (Dogger δ — ε) der Schwäbischen Alb. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **8:** 23—46, Abb. 5—6, Taf. 4—9; Freiburg i. Br.

COLLIGNON, M. (1964): Le Bathonien marin á Madagascar. Limite supérieure — Rapports et corrélations. — *In:* Colloque Jurassique, Luxembourg 1962: 913—919; Luxembourg.

COX, L. R. (1964): The Type Bathonian. — *In:* Colloque Jurassique, Luxembourg 1962: 265—268; Luxembourg.

DIETL, G. (1981): Über *Macrocephalites* (Ammonoidea) aus dem Aspidoides-Oolith und die Bathonium/Callovium-Grenzschichten der Zollernalb (SW-Deutschland). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **68:** 15 S., 5 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

— (1981): Zur systematischen Stellung von *Ammonites subfurcatus* ZIETEN und deren Bedeutung für die *subfurcatum*-Zone (Bajocium, Mittl. Jura). — Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **81:** 11 S., 1 Taf.; Stuttgart.

DORN, P. (1927): Die Ammonitenfauna der Parkinsonienschichten bei Thalmässing (Frankenalb). — Jb. preuß. Geol. Landesanst., **48:** 225—251, 15 Abb., Taf. 4—7; Berlin.

ELMI, S. & MANGOLD, C. (1966): Étude de quelques *Oxycerites* du Bathonien inférieur. — Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, N.S., **13:** 143—181, 17 Abb., 7 Tab., Taf. 8—9; Lyon.

ELMI, S. (1967): Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. — Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **19/3:** 509—845, Abb. 108—206, 17 Taf.; Lyon.

ENGEL, Th. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl., 645 S., 265 Abb., 6 Taf., 1 Kt., 5 Beil.; Stuttgart (Schweizerbart).

ERNI, A. (1941): Demonstration eines wohlerhaltenen *Oxycerites* sp. aus den Varians-Sch. von Schönmatt bei Arlesheim. — Verh. Schweizer. Naturf. Ges., **121:** 144—145; Basel.

— (1941): Zur Stratigraphie und Paläontologie des oberen Braunen Jura in der Gegend des Unteren Hauenstein. — Eclog. geol. Helv., **34/2:** 160—164; Basel.

FAVRE, F. (1912): Contribution a l'étude des *Oppelia* du Jurassique moyen. — Mém. Soc. Paléont. Suisse, **38:** 1—34, 1 Taf.; Genf.

GIEBEL, C. G. (1852): Fauna der Vorwelt. **3:** Mollusken. 1. Abtlg., Cephalopoden. 856 S.; Leipzig.

GROSSOUVRE, A. DE (1930): Notes sur le Bathonien moyen. — Livre Jubilaire Centenaire Soc. Géol. France, **2:** 361—388, Taf. 39—40; Paris.

HAHN, W. (1966): Das Alter der „Spatkalke" des oberen Doggers im Klettgau (Südwest-Deutschland). — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1966:** 722—730, 3 Abb.; Stuttgart.

— (1968): Die Oppeliidae BONARELLI und Haploceratidae ZITTEL (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **10:** 7—72, 10 Abb., 5 Taf.; Freiburg i. Br.

— (1971): Die Tulitidae S. BUCKMAN, Sphaeroceratidae S. BUCKMAN und Clydoniceratidae S. BUCKMAN (Ammonoidea) des Bathoniums (Brauner Jura ε) im südwestdeutschen Jura. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **13:** 55—122, 13 Abb., 9 Taf.; Freiburg i. Br.

KRYSTYN, L. (1972): Die Oberbajocium- und Bathonium-Ammoniten der Klaus-Schichten des Steinbruches Neumühle bei Wien (Österreich). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, **76:** 195—310, 20 Abb., 24 Taf.; Wien.

MANGOLD, CH., ELMI, S. & GABILLY, J. (1971): Bathonien. — *In:* MOUTERDE, R., ENAY, R., CARIOU, É., CONTINI, D., ELMI, S., GABILLY, J., MANGOLD, CH., MATTEI, J., RIOULT, M., THIERRY, J. & TINTANT, H.: Les zones du Jurassique en France. — C. R. somm. Séances Soc. France, **6:** 27 S.; Nancy.

OPPEL, A. (1856—58): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., **12** (1856): 121—556; **13** (1857): 141—396; **14** (1858): 129—291; 64 Tab., 1 Kt.; Stuttgart.

— (1862—63): Ueber jurassische Cephalopoden. — Palaeont. Mitt. Mus. Bayer. Staates, **3:** 127—266, Taf. 40—74; Stuttgart.

ORBIGNY, A. DE (1842—1851): Terrains jurassiques. I. Céphalopodes. 642 S., 234 Taf.; Paris.

PARSONS, C. F. (1974): The *sauzei* and „so called" *sowerbyi* Zones of the Lower Bajocian. — Newsl. Stratigr., **3/3:** 153—180, 4 Abb., 2 Tab.; Leiden.

QUENSTEDT, F. A. (1845—1849): Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Cephalopoden. — IV + 580 S., 36 Taf.; Tübingen (Fues).

RIEBER, H. (1961): Ein *Clydoniceras discus* (SOW.) aus der „Fuscus-Bank" der Südwestalb. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1961/2:** 94—97, 2 Abb.; Stuttgart.

ROEMER, J. (1911): Die Fauna der Aspidoides-Schichten von Lechstedt bei Hildesheim. — Inaug. Dissertation Göttingen, 64 S., 12 Taf.; Göttingen.

ROLLIER, L. (1909): Phylogénie des principaux genres d'ammonoides de l'oolithique (Dogger) et de l'oxfordien. — Arch. Sci. phys. nat. Genève, **28:** 611—623; Genf.

— (1911): Les faciès du Dogger où oolithique dans le Jura et les régions voisines. 352 S.; Zürich (Georg).

ROMAN, F. (1950): Le Bas-Vivarais. 150 S.; Paris (Hermann).

SCHLIPPE, O. O. (1888): Die Fauna des Bathonien im oberrheinischen Tieflande. — Abh. Geol. Specialkarte Elsaß-Lothringen, **4:** 1—266, Taf. 1—8; Straßburg.

SCHLOENBACH, U. (1865): Beiträge zur Paläontologie der Jura- und Kreide-Formation im nordwestlichen Deutschland. — Palaeontographica, **13:** 147—199, Taf. 26—31; Kassel.

SCHMIDTILL, E. & KRUMBECK, L. (1931): Über die Parkinsonien-Schichten Nordbayerns mit besonderer Berücksichtigung der Parkinsonien-Schichten Nordwestdeutschlands. — Jb. Preuß. geol. Landesanst., 51: 819—894, Taf. 82—91; Berlin.
SEEBACH, K. v. (1864): Der Hannoversche Jura. 158 S., 10 Taf., 1 Kt.; Berlin (Hertz).
STEPHANOV, J. (1966): The Middle Jurassic Ammonite Genus *Oecotraustes* WAAGEN. — Trav. Géol. Bulgarie, Sér. Paléont., 8: 29—69, 7 Taf.; Sofia.
TORRENS, H. J. (1971): Standard zones of the Bathonian. — *In:* Colloque du Jurassique, Luxembourg 1967: 581—604; Luxembourg.
WAAGEN, W. (1864): Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus.* Versuch einer paläontologischen Monographie. — Geogn. Paläont. Beitr., 2/2: 181—265, 5 Taf.; München.
WENDT, J. (1964): Stratigraphisch-paläontologische Untersuchungen im Dogger Westsiziliens. — Boll. Soc. Paleont. Ital., 2/1: 57—145, Taf. 6—24; Modena.
WESTERMANN, G. (1958): Ammoniten-Fauna und Stratigraphie des Bathonien NW-Deutschlands. — Beih. Geol. Jb., 32: 1—103, Taf. 1—49; Hannover.
WETZEL, W. (1924): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des mittleren Doggers von Nordwesteuropa. — Palaeontographica, 65: 155—247; Stuttgart.
— (1950): Fauna und Stratigraphie der Wuertembergica-Schichten insbesondere Norddeutschlands. — Palaeontographica, A, 99: 63—120, Taf. 7—9; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:
Dr. G. Dietl, Staatliches Museum für Naturkunde, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

Tafel 1

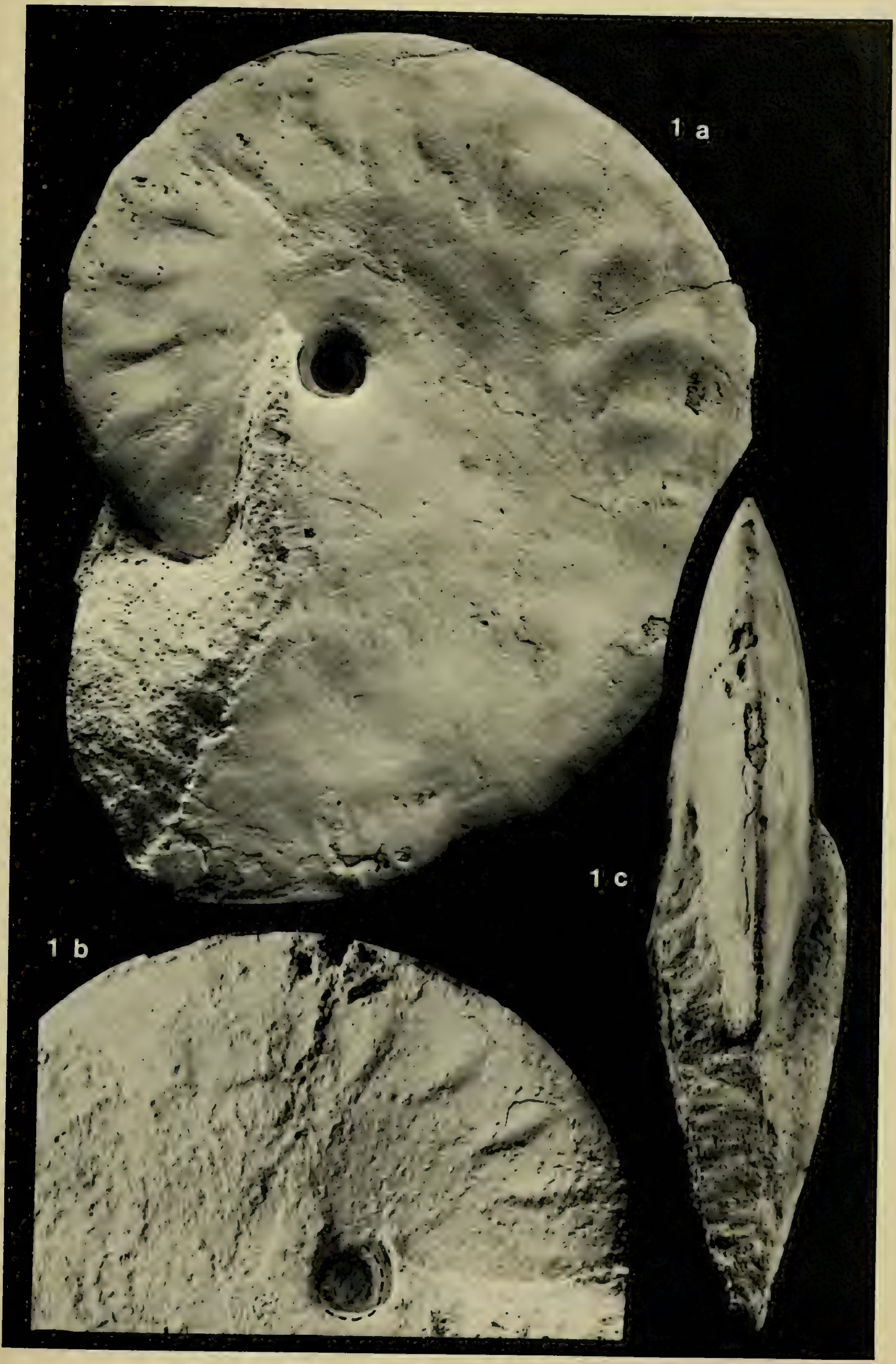
Fig. 1. *Oxycerites aspidoides* (Oppel).

a: Lateralansicht. Das Exemplar konnte auf der gezeigten Seite nur durch Herausschaben aus dem Gestein gelöst werden. Dabei wurde die Skulptur leicht angeschabt, wodurch der Eindruck viel breiterer Rippen entstand. Der Nabel ist auf dieser Seite unbeschädigt.

b: Gegenüberliegende Lateralansicht. Auf dieser Seite konnte die Skulptur wenigstens in einem Ausschnitt unbeschädigt freigelegt werden. Der Nabel ist hier beschädigt.

c: Ventralansicht.

Übergang *parkinsoni/zigzag*-Zone, Parkinsonien-Oolith (60—70 cm über Basis). Baugrube im Brandströmweg im Bopfingen-Oberdorf am Ipf, östl. Schwäb. Alb, SW-Deutschland. SMNS Nr. 26551. — x1.


1 a
1 c
1 b

Tafel 2

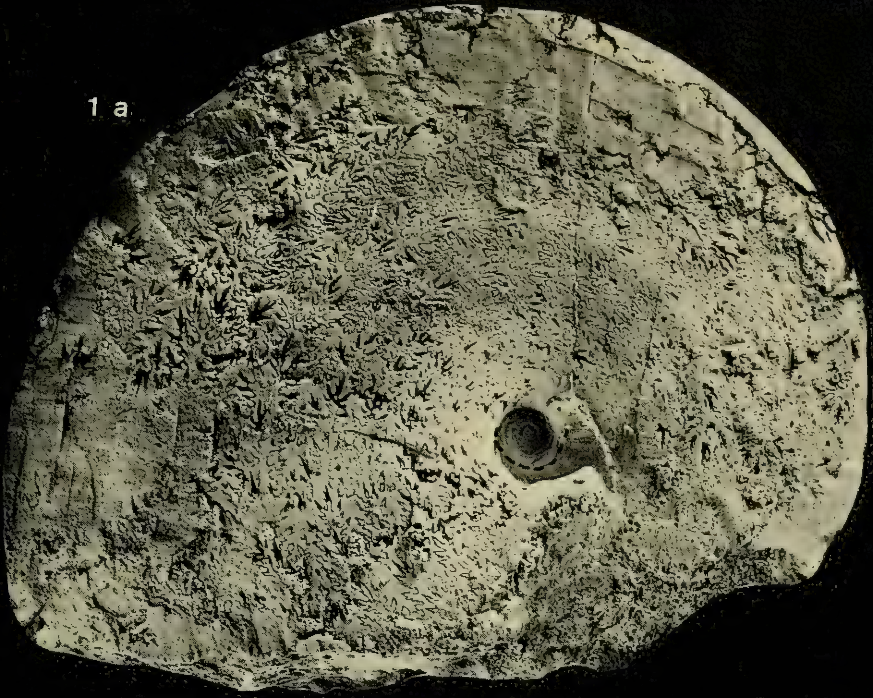
Fig. 1. *Oxycerites aspidoides* (Oppel).
a: Lateralansicht, b: Ventralansicht.
Übergang *parkinsoni/zigzag*-Zone, Parkinsonien-Oolith (60—70 cm über Basis).
SMNS Nr. 26555. — x1.

Fig. 2. *Oxycerites aspidoides* (Oppel). Jugendexemplar.
Parkinsoni-Zone, *bomfordi*-Subzone, Parkinsonien-Oolith (60 cm über Basis).
SMNS Nr. 26552. — x1.

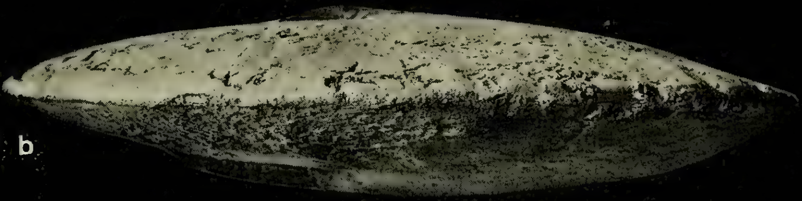
Fig. 3. *Oxycerites aspidoides* (Oppel). Innenwindung.
Übergang *parkinsoni/zigzag*-Zone, Parkinsonien-Oolith (60—70 cm über Basis).
SMNS Nr. 26553. -x1.

Fundort aller abgebildeten Exemplare: Baugrube im Brandströmweg in Bopfingen-Oberdorf am Ipf, östl. Schwäb. Alb, SW-Deutschland.

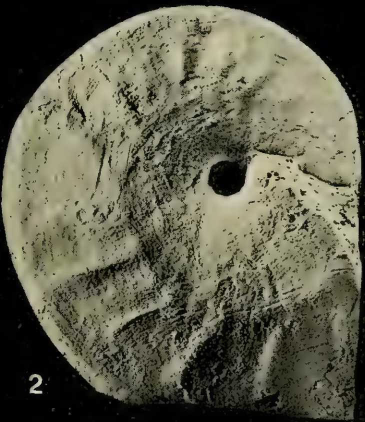
1 a



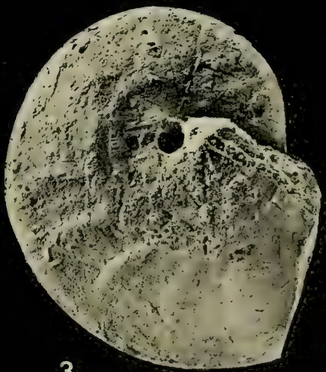
1 b



2



3



Tafel 3

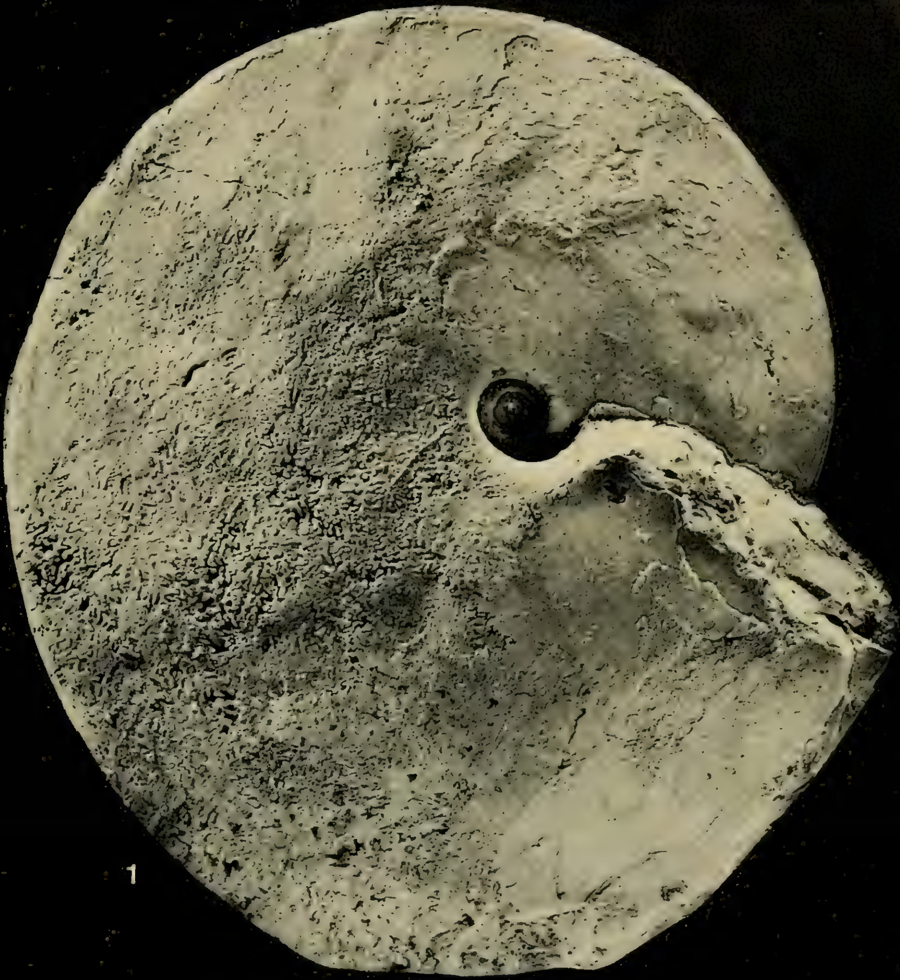
Fig. 1. *Oxycerites orbis* (Giebel). SMNS Nr. 26546. — x1.

Fig. 2. *Oxycerites orbis* (Giebel). Freigelegte Innenwindung. SMNS Nr. 26548. — x1.

Fig. 3. *Oxycerites orbis* (Giebel). Jugendexemplar mit Resten der Wohnkammer. SMNS Nr. 26547. — x1.

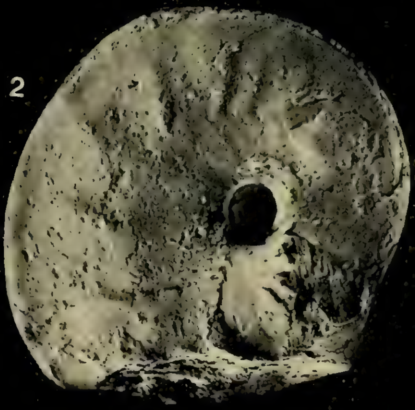
Fundschicht aller abgebildeten Exemplare: *orbis*-Zone (= bisherige *aspidoides*-Zone), mittl. Ober-Bathonium, oberste Bank des „Aspidoides"-Ooliths.

Fundort aller abgebildeten Exemplare: Klingenbachtal oberhalb Bisingen-Thanheim, Zollernalb, Schwäb. Alb, SW-Deutschland.

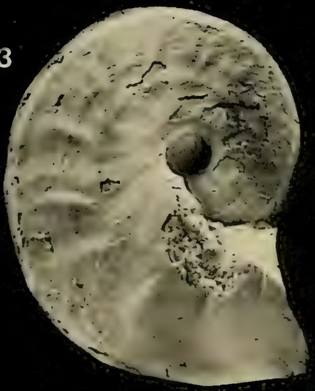


1

2



3



Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 88	15 S.	Stuttgart, 15. 8. 1982

Die miozäne Flora aus dem Böttinger Thermalsinterkalk – eine Revision

The Miocene Flora from the Travertine of Böttingen – a revision

Von Hans-Joachim Gregor, Ludwigsburg

Mit 3 Tafeln und 1 Abbildung

Summary

The middle Miocene leaf and fruit flora from Böttingen (Baden-Württemberg, S-Germany) is revised. It consists of a *Gleditsia-Cinnamomum* composition with some less important accompanying elements like *Salix* etc. *Aesculus* remains (formerly regarded as *Platanus* sp.) can be found additionally in this common Neogene flora. The flora represents a wetland or mesophytic forest. The climate at the time of the Böttingen travertine was humid and warmtemperate. The stratigraphical age is Upper Badenian to Middle Sarmatian.

Zusammenfassung

Die mittelmiozäne Blatt- und Frucht-Flora von Böttingen wird revidiert. Sie repräsentiert eine *Gleditsia-Cinnamomum*-Komposition mit einigen weniger bedeutenden Begleitern (*Salix,* quercoide, lauroide und aceroide Typen). Die bisher als Platanenreste gedeuteten Fruchtstände lassen sich als Schalenreste von Kastanien (*Aesculus*) nachweisen. Die Flora weist auf einen mesophytischen Wald hin. Das Klima zur Zeit des Böttinger Marmors war durchweg warm-gemäßigt und humid (Virginia-Klima). Stratigraphisch ist die Flora ins Ober-Badenium bis Mittel-Sarmatium zu stellen, bzw. in die Florenzone OSM-3b (sensu GREGOR).

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Die Flora des Böttinger Marmors 2
   2.1 Die Fruktifikationen 2
   2.2 Die Blätter 6
3. Palökologische und paläoklimatologische Folgerungen 8
4. Stratigraphie 8
5. Literatur 9

SMITHSONIAN
MAY 10 1983
LIBRARIES

1. Einleitung

Bei der Überarbeitung der tertiärbotanischen Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart fielen mir einige Fossilien aus dem Böttinger Marmor auf, die als Fruchtstände von Platanen bezeichnet waren. Da ich mich schon mit dieser Gattung beschäftigt hatte, war mein Interesse geweckt, umso mehr, als mir die Bestimmung zweifelhaft erschien. Eine nähere Untersuchung weitete sich aus, und so ergab sich eine Revision der Gesamtflora aus den Thermalsinterkalken von Böttingen. Ein Vergleich mit den übrigen jungtertiären Floren Süd-Deutschlands vervollständigt das floristische Bild dieser speziellen Flora.

Die Fundstelle liegt am SW-Abhang des Sternenberges bei Böttingen, ca. 5 km östlich von Münsingen auf der Schwäbischen Alb. Es handelt sich um ein Basalttuff-Maar mit einer ca. 400—500 m langen und etwa 10 m breiten, bogenförmigen Spalte. Diese Spalte liegt z. T. im Tuff, z. T. im Weißen Jura. Während der vulkanischen Tätigkeit im jüngeren Miozän wurde durch eine temperierte, kohlensäureführende Quelle ein Thermalsinterkalk (Travertin) abgesetzt, der auch unter dem Namen „Böttinger Marmor" bekannt ist.

Dieses Sediment besteht aus Calcit, Aragonit, Sinterbrekzien, Erbsensteinen und kann auch Tuffreste und Weißjurablöcke enthalten. Es lassen sich ein innerer Spaltensinter und ein äußerer Wall- oder Mantelsinter unterscheiden. Letzterer, auch „Wilder Marmor" genannte Sinter hat eine große Anzahl von Fossilien geliefert — allerdings nur deren Hohlräume. Die Abgüsse dieser Hohlräume zeigen selbst die kleinsten Feinheiten, besonders gut bei Insekten und Früchten. Gefunden wurden hauptsächlich Insekten, Spinnen, Blattreste, Früchte und Samen, ferner Fledermäuse, Frösche, Vogeleier u. a. (vgl. zu allem AIGNER 1975: 128—130; ZEUNER 1931 und WESTPHAL 1959).

Dank

Ich bedanke mich ganz herzlich bei den Kollegen vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart für Hilfe und Diskussionsbeiträge, vor allem bei Dr. M. WARTH für Literaturhinweise. Präparator D. HAGMANN machte dankenswerterweise die Ausgüsse der Fossilien aus Silikonkautschuk, und Fotografenmeister H. LUMPE war stets mit Rat und Tat bei den z. T. schwierigen Aufnahmen zur Seite.

2. Die Flora des Böttinger Marmors

Die Pflanzenreste von Böttingen stammen aus dem dort vorkommenden Thermalsinterkalk (Travertin), und zwar aus dem Wall- oder Mantelsinter (vgl. AIGNER 1975: 128). Auf die Fundstelle selbst, auf die Geologie, Petrographie und auf paläozoologische Befunde ist der genannte Autor zusammenfassend eingegangen (dort auch weiterführende Literatur), es erübrigt sich hier eine Wiederholung.

Kurze tabellarische Übersichten über die Flora aus dem Travertin wurden von DIETLEN (1899: 395; 1902: 84, 85), ENGEL (1908: 549, 522) und BERCKHEIMER (1921: 32) gegeben. Eine eingehende Beschreibung hat erstmals E. HOFMANN (1933) gegeben. Zu dieser Bearbeitung muß leider bemerkt werden, daß die Bestimmungen der Autorin fast durchweg falsch sind, während die früheren Bearbeiter der Flora insgesamt richtige Einordnungen vorgenommen und die Flora in ihrem Gesamt-Gefüge zutreffend erkannt hatten.

2.1 Die Fruktifikationen

Im Folgenden werden einige Früchte und Samen erwähnt, die sich mehr oder weniger sicher im Böttinger Marmor nachweisen lassen. Da keinerlei organische Substanz mehr erhalten ist, war die Bestimmung in manchen Fällen problematisch.

Einige Arten ließen sich aber doch morphologisch so gut fassen, daß eine Fehlbestimmung ausgeschlossen erscheint.

Gleditsia knorrii (Heer) Gregor

Taf. 1, Fig. 2—4

1933 *Podogonium knorri* Heer. — Hofmann, S. 81.

Von dieser im Jungtertiär häufigen Sumpf- und Auenwaldpflanze liegen einige typische Hülsen vor, zusammen mit den weiter unten besprochenen Blättern. Gregor & Hantke haben (1980) diese Form systematisch und im Rezentvergleich dargestellt.

aff. Lauraceae gen. et. spec. indet.

Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 5

1933 *Celtis* sp. — Hofmann, S. 79.

Es liegen zweierlei Typen von Früchten (Lorbeeren) vor, die möglicherweise zu der Familie der Lorbeergewächse zählen. Ausgüsse der Negative ergaben folgende Formen:

a. große, ca. 15 mm lange, eiförmige, gestielte Frucht mit glatter Fruchtwand (ähnlich *Persea-* oder *Laurus*-Früchten).

b. kleine, ca. 5 mm messende, kornähnliche Früchte mit Stielchen (ähnlich *Cinnamomum*-Früchten). Es könnte sich hier allerdings möglicherweise auch um geschlossene Kapseln von *Populus* handeln.

Fructus indet.

1933 *Prunus* cf. *amygdalus* L. — Hofmann, S. 81.
1933 *Acer* sp. — Hofmann, S. 84.

Es handelt sich um unbestimmbare Fruchtreste.

Aesculus cf. *spinosissima* C. et E. M. Reid (vel *Aesculus* nov. spec.)

Taf. 1, Fig. 6, 7, Taf. 2, Fig. 1—11.

1933 *Platanus.* — Hofmann, S. 79, 80.
1933 *Fagus* sp. — Hofmann, S. 75.
1957 *Platanus* sp. — Kirchheimer, S. 259.
1975 Platane. — Aigner, S. 128.

Die vorliegenden fossilen Überreste ähneln auf den ersten Blick tatsächlich stark den Fruchtständen von Platanen. Von einem zentralen Hohlraum im Kalksinter verlaufen stachelartige Gebilde strahlig ins umgebende Sediment. Die Innenfläche des Hohlraums zeigt winzige Löcher. Die Außenfläche der strahligen Kalkkugel ist wellig und täuscht eine Fruchtstandoberfläche vor. Hofmann schreibt (1933: 79) selbst, es falle auf, daß die bei Platanenfrüchten zu erwartenden kugeligen Fruchtstand-Achsen fehlen, die radial stehenden Nüßchen aber erhalten sind. Die Autorin glaubte, daß die zentrale Achsenkugel (wie auch sonst alle organische Substanz im Böttinger Marmor) durch die aufsteigenden Wässer aufgelöst worden sei, die zähen Nüßchen hätten sich jedoch erhalten können (was völlig unwahrscheinlich ist).

Eine eingehende Untersuchung ergab jetzt folgende Deutung: Eine ursprünglich stachelig-kugelige Frucht wurde versintert und die pflanzliche Substanz aufgelöst, ein zentraler Hohlraum blieb übrig. Die Stacheln hinterließen die kleinen Löcher auf der Innenseite des Hohlraums. Die Zwischenräume zwischen den Stacheln wurden lagig versintert, bis schließlich die radialstrahligen Gebilde entstanden waren, die von

Hofmann als Reste der Nüßchen angesehen wurden. In Höhe der Stachelenden wurde eine abschließende, wellige Sinterlage abgeschieden, und das Pseudofruchtstand-Gebilde war vollendet (vgl. zu allem Abb. 1).

Für Früchte der beschriebenen Form kommt nur die aus anderen jungtertiären Ablagerungen häufig beschriebene Gattung *Aesculus* L. (Roßkastanie, Hippocastaneaceae) in Frage. Von dieser Gattung wiederum kommen nur die Sektionen *Aesculus* oder *Hippocastanum* in Betracht, denn nur diese haben stachelige Früchte. Alle anderen Arten der verschiedenen Sektionen besitzen glatte, ledrige, warzige oder unregelmäßig warzig-kleinstachelige Früchte.

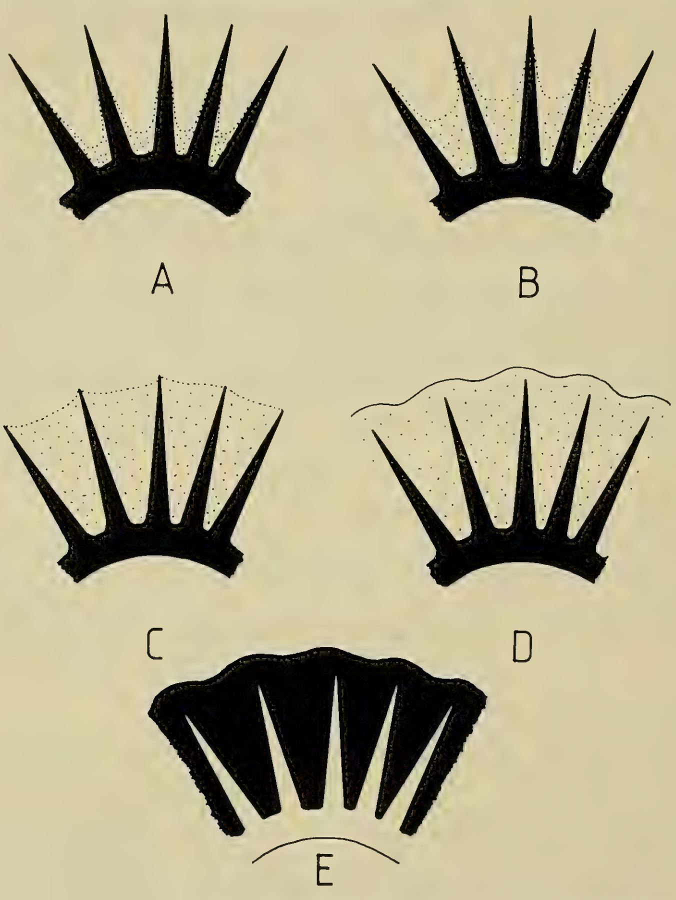


Abb. 1. Verschiedene Stadien der Fossilisation bei den *Aesculus*-Früchten aus dem Böttinger Marmor.
- A: Sterile Frucht mit beginnender Versinterung zwischen den Stacheln des Perikarps.
- B: Vorangeschrittenes Stadium; Stacheln etwa zur Hälfte eingesintert.
- C: Fast abgeschlossene Versinterung bis zum Stachelende.
- D: Pseudofossilbildung (einen Fruchtstand von Platanus vortäuschend) mit welliger Endabscheidung von Sinterkalk über die Stachelenden hinweg.
- E: Auflösung der organischen Substanz. Anstelle der Perikarpschale entsteht ein Hohlraum, von dem dünne Röhren anstelle der ehemaligen Stacheln in die Sinterhülle ausgehen (vgl. auch Taf. 1, Fig. 6).

(A — D: schwarz = Perikarp mit Stacheln; gepunktet = Kalkausscheidung;
E: schwarz = Travertin; weiß = Perikarphöhlung).

Bereits KIRCHHEIMER (1957: 580) hat die Platanen aus dem Böttinger Marmor entschieden abgelehnt, allerdings ohne eine andere Bestimmung vorzulegen.

Fossile Reste von *Aesculus* wurden schon mehrfach aus dem europäischen Tertiär beschrieben, so z. B. Perikarpien von *Aesculus* cf. *hippocastanum* L. aus dem Pliozän von Frankfurt a. M. und von Polen (vgl. MÄDLER 1939: 119; ENGELHARDT & KINKELIN 1908: 260; SZAFER 1947: 132, 133) und solche von *Ae. spinosissima* C. & E. M. REID (1915: 111) aus dem Pliozän von Reuver und Swalmen. *Ae. spinosissima* aus dem holländischen Pliozän hat oftmals sterile Früchte mit dicken Stacheln und ist nur bedingt mit unseren Fossilien vergleichbar. Leider liegen aus Böttingen keine fertilen, großen Früchte vor, sonst wäre ein systematischer Vergleich bedeutend einfacher. Der von ZABLOCKI (1928: 202) mitgeteilte Samenrest von *Ae. rouppertii* aus dem Mittelmiozän von Wieliczka wäre der bisher einzige Rest einer *Aesculus*-Frucht aus älteren Sedimenten, ist aber nach KIRCHHEIMER (1957: 470) zweifelhaft. Ergänzend sei noch bemerkt, daß die begleitenden Blattfloren der genannten Fundpunkte eine ganz andere Komposition haben, als die von Böttingen.

Ein morphologischer Vergleich der fossilen Form mit rezenten Arten ergibt Folgendes:

Die geringe Größe der fossilen Früchte erscheint zunächst als Problem. Sie sind mit einem Durchmesser von ca. 10—15 mm geradezu „winzig“ im Vergleich zu fertilen rezenten Kastanienfrüchten, die bis zu 60 mm im Durchmesser erreichen. Zur Lösung führt ein Vergleich der fossilen Früchte (bzw. deren Silikonkautschuk-Ausgüsse) mit rezenten sterilen Früchten von *Aesculus hippocastanum,* die im Sommer in großer Menge abgeworfen werden (vgl. Taf. 1, Fig. 8—10). Es ergibt sich eine überzeugende Übereinstimmung, lediglich die Anzahl der Dehiszenzlinien ist verschieden.

Die rezenten sterilen Früchte von *Aesculus hippocastanum, Ae. glabra* und *Ae. wilsoni* zeigen drei Dehiszenzlinien, die fossilen dagegen fünf bis sechs (vgl. Taf. 2, Fig. 2). Es ist aber nicht sicher, ob im letzteren Fall alle Dehiszenzlinien wirklich aufgespalten haben, oder ob 2—3 nur noch als „äußeres morphologisches Merkmal“ ohne Funktion gelten können. Daß solche unvollkommenen Dehiszenzlinien mit nur noch äußerlich sichtbaren Rillen in der Schale auch heute noch vorkommen, zeigt z. B. die Art *Aesculus silvatica* aus USA (vgl. SCHOPMEYER 1974: 194).

Weiterhin läßt sich feststellen, daß die fossile Fruchtschale etwas dünner ausgebildet ist (vgl. Taf. 2, Fig. 5, 6) als es z. B. bei *Aesculus hippocastanum* der Fall ist (vgl. Taf. 1, Fig. 10). Sie liegt aber durchaus im Rahmen der Schalendicke verschiedener anderer Arten der Roßkastanie (z. B. *Ae. wilsoni*).

Die Ähnlichkeit von *Aesculus hippocastanum, Ae. wilsoni, Ae. glabra* und z. T. *Ae. silvatica* mit unserer fossilen Form legt einen ökologischen Vergleich mit diesen rezenten Arten nahe.

1. *Aesculus hippocastanum* L.
Ursprüngliche geographische Verbreitung: N-Griechenland, Albanien, Bulgarien.

2. *Aesculus wilsoni* REHDER
Geographische Verbreitung: China (Szechuan, Hupeh, Kweichow).

3. *Aesculus glabra* WILD. (ganz kurz-stachelige fertile Früchte, aber langstachelig bei sterilen jungen Früchten!)
Geographische Verbreitung: Östliches Nord-Amerika (Pennsylvania, nach Westen bis SE-Nebraska, nach Süden bis Oklahoma, nach Osten bis Tennessee, Missouri, Kentucky, Lower Wabash Valley in Illinois).

4. *Aesculus silvatica* BARTR. (= *Ae. georgiana* SARG.)
Geographische Verbreitung: SE-Nordamerika.

Ökologisch sind die genannten rezenten Arten von *Aesculus* an Flußgründe, an Flußufer, an Strominseln, feuchte Auen mit feuchten und reichen Bodentypen und dichte mesophytische Vegetationsstandorte gebunden.

Soziologisch werden von den genannten rezenten Arten „Mixed-mesophytic forests", „Deciduous forest formations", „Hardwood-bottom formations" und „Upland forest formations" der nördlichen temperierten Zonen (USA und China) bevorzugt. Die pflanzensoziologische Komposition dieser Wälder besteht aus Formen wie *Acer, Carya, Carpinus, Gleditsia, Quercus, Salix, Populus, Magnolia, Liquidambar, Litsea, Cinnamomum* u. a. (vgl. HARSHBERGER 1978: 457, 504, 505, 509, 511; WANG 1961: 114, 115, 117, 124 und SCHOPMEYER 1974: 195). Dieselbe Komposition findet sich bei uns in jedem jungtertiären Auenwald und auch in der Flora des Böttinger Marmors wieder (vgl. u. a. JUNG 1963; HANTKE 1954; RÜFFLE 1963).

Klimatologisch läßt sich für die genannten rezenten Arten ein Cfa- bis Cfb-Klima angeben (kein Cs! Vgl. KÖPPEN in BLÜTHGEN 1966), wie es im Jungtertiär der Molasse in Süd-Deutschland typisch ist (vgl. GREGOR 1982a).

Die Tatsache, daß nur kleine, sterile Früchte überliefert sind, läßt Rückschlüsse auf die Jahreszeit zu, in der der einschließende Sinter abgesetzt wurde: Sommer. Darauf weisen auch die noch geschlossenen *Gleditsia*-Hülsen im Travertin sowie das Fehlen isolierter Samen hin (vgl. dazu GREGOR & HANTKE 1980). In anderen Ablagerungen Süd-Deutschlands aus dem Jungtertiär sind *Gleditsia*-Hülsen sonst meist geöffnet. Daß bisher im Böttinger Marmor keine Blätter von *Aesculus* gefunden wurden, läßt ebenfalls auf den Sommer als Jahreszeit der Sinterbildung schließen (vgl. aber die Stengelreste auf S. 7).

2.2. Die Blätter

Die Blattflora aus dem Travertin ist individuenreich, kann hier aber nur soweit revidiert werden, wie eine Bestimmung möglich ist. Organische Reste fehlen immer, wie bereits oben bemerkt. Trotzdem glaubte HOFMANN (1933) die vorliegenden Fragmente und Reste immer artlich ansprechen zu können.

Gleditsia lyelliana (HEER) HANTKE

Taf. 3, Fig. 4, 5

1902 *Vaccinium* sp. — DIETLEN, S. 85.
1908 *Vaccinium* sp. — ENGEL, S. 552.
1933 *Podogonium knorrii* HEER. — HOFMANN, S. 81.
Podogonium latifolium HEER. — ibid. S. 81.
Podogonium obtusifolium HEER. — ibid. S. 81.
Caesalpinia cf. *pulcherrima.* — ibid. S. 81.
Cassia pannonica ETT. — ibid., S. 82.
Sophora europaea UNG. — ibid., S. 82.
Robinia regeli HEER. — ibid., S. 82.
Callistemon linearifolius D.C. — ibid., S. 82.
Vaccinium vel *Andromeda* spec. — ibid., S. 84.
1975 *Vaccinium* sp. — AIGNER, S. 128.
Andromeda sp. — ibid., S. 128.

Die kleinen Fiederblättchen der Art sind in jungtertiären Floren Süd-Deutschlands überaus häufig und lassen sich mit den Früchten von *Gleditsia knorrii* (siehe oben) in Zusammenhang bringen.

Cinnamomum polymorphum HEER

Taf. 3, Fig. 1, 2

1899 *Cinnamomum polymorphum* HEER. — DIETLEN, S. 395.
1902 *Cinnamomum polymorphum* HEER. — DIETLEN, S. 84.
1908 *Cinnamomum polymorphum* HEER. — ENGEL, S. 552.
1921 *Cinnamomum polymorphum* HEER. — BERCKHEMER, S. 32.
1933 *Pteroceltis Tatarinowii* MAXIM. — HOFMANN, S. 79.
1975 Lorbeer — AIGNER, S. 128.

Die Art ist die Charakterpflanze des Jungtertiärs in Mitteleuropa, auch oft als *Daphnogene* oder *Cinnamomophyllum* bezeichnet. Warum diese Form von HOFMANN als *Pteroceltis Tatarinowii* bezeichnet wurde, bleibt unklar. Es wäre bei diesen strukturlosen Blättern der erste Nachweis der Gattung im europäischen Jungtertiär gewesen!

(?) *Salix* spec.

1933 *Myrcia lancifolia* FRIED. — HOFMANN, S. 83.
Quercus neriifolia A. BR. — ibid., S. 75.

Die wenigen schmalen Blätter bzw. Blattreste gestatten eine Zuordnung zu den Weiden, dies aber ohne große Sicherheit.

(?) Monokotyledoneae gen. et spec. indet.

1899 *Phragmites* sp. — DIETLEN, S. 395.
1933 Monokotyle. — HOFMANN, S. 84.

Die vorliegenden Reste gehören möglicherweise zu monokotylen Formen; zu denken wäre an Schilfreste, z. T. auch an Cyperaceen, Gramineen oder Poaceen.

aff. Coniferae gen. et. spec. indet.

1933 Monokotyle. — HOFMANN, S. 84.

Bei einigen „Stengelresten“ besteht aufgrund der äußeren Form, verbunden mit einer längslaufenden Mittelrille, der Verdacht auf Nadeln von Kiefern (*Pinus*) oder von anderen Koniferen.

aff. *Aesculus* spec.

Einige der von HOFMANN (1933: 84) angesprochenen Stengelreste von Monokotylen sind mit größter Wahrscheinlichkeit Blattstengel von *Aesculus.* Ein Rezentvergleich ergab die Übereinstimmung der gebogenen und mit typischen Enden versehenen isolierten Stengel von *Aesculus hippocastanum* mit den fossilen Resten.

Blattreste indet.

1933 *Acer monspessulanum.* — HOFMANN, S. 83.
Acer creticum pliocaenicum SAP. — HOFMANN, S. 83.
Elaeocarpus Albrechti HEER. — ibid. S. 83.
Salix varians GOEPP. — ibid., S. 77.
Salix longissima WESS. — ibid., S. 77.
Laurus cf. *nobilis.* — ibid., S. 80.
Quercus cf. *ilex.* — ibid., S. 76.
Quercus daphnes UNG. — ibid., S. 76.
Quercus cf. *Phellos.* — ibid., S. 76.
Myrica spec. — ibid., S. 77.

Sämtliche in dieser Liste aus HOFMANN zitierten Blätter lassen sich nicht näher bestimmen. Es ist allenfalls eine Ansprache mancher Typen möglich (vgl. GREGOR 1982b): cinnamomoide, leguminosoide und salicoide Typen, sowie typhoide und pinoide als Begleiter. Diese Komposition ist typisch für die mittel- bis obermiozänen Floren aus Süd-Deutschland (vgl. auch S. 9).

3. Palökologische und paläoklimatologische Folgerungen

Zu den Standortbedingungen hat bereits HOFMANN (1933: 85) Stellung genommen und ganz richtig einen Mischwald auf feuchtem Standort postuliert. Die ebenfalls von ihr erwähnte Grasflur auf dem Waldboden konnte bisher nicht nachgewiesen werden und dürfte auch nicht vorhanden gewesen sein.

AIGNER (1975: 128) spricht bei der Böttinger Flora von einer „üppigen Mischwaldvegetation“ aus Eichen, Weiden, Lorbeer, Ahorn, Ulme und *Podogonium* mit den übrigen von HOFMANN bereits publizierten Formen, wie Platane, Zürgel, Mandelbaum etc. Wie aus der Revision zu ersehen ist, handelt es sich in Wirklichkeit um einen feuchten, mesophytischen Wald vom Typus einer „Hardwood bottom formation“, wie sie aus den südöstlichen USA bekannt ist, bzw. eine Hartholzaue (vgl. CARBIENER 1974 und auch S. 6 in vorliegender Arbeit). Der fossile Wald bestand aus einer *Gleditsia-Aesculus-Salix-Cinnamomum*-Komposition.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Flora von Böttingen eine Pflanzenkomposition aufweist, wie sie in reicherer Form typisch ist für Öhningen (vgl. HEER 1856—59), für das Randecker Maar (vgl. RÜFFLE 1963), für die Schrotzburg (vgl. HANTKE 1954) und für viele weitere Fundstellen (vgl. JUNG & MAYR 1980). Es liegt eindeutig der *knorrii*-Verband (pflanzensoziologischer Rang, vgl. GREGOR 1982a: 145) vor, nur die Funde von *Aesculus* weisen auf einen Sonderstandort in Baden-Württemberg zur Zeit des Mittelmiozäns hin (orographische Höhenlage).

Hinsichtlich des Paläoklimas ist dem Ergebnis von HOFMANN (1933: 85) nichts hinzuzufügen, da ihr „subtropisches Klima mit milden Wintern (relativ feucht, ozeanisch)“ mit dem immer wieder für die Floren dieser Zeit postulierten Cfa-Klima (Virginia-Klima sensu KÖPPEN in BLÜTHGEN 1966) gut harmoniert (vgl. zu allem GREGOR 1980 und 1982a).

Keinesfalls sind für das Böttinger Jungtertiär-Klima die von AIGNER (1975: 134) geforderten 20° C Jahresmitteltemperatur anzunehmen, sondern, wie andernorts dargelegt, im Ober-Badenium bis zum Mittel-Sarmatium nur etwa 15° C bzw. vielleicht noch 1—2° C weniger (vgl. GREGOR 1982a: 189—191). Von den paläozoologischen Funden geben nur die Fledermäuse gewisse Hinweise auf das Klima (WESTPHAL 1959: „tropisch bis subtropisch“), ohne aber eine genauere Ansprache zuzulassen.

4. Stratigraphie

Durch Schneckenfunde und das obermiozäne Alter des schwäbischen Vulkanismus läßt sich der Wall- oder Mantelsinter in das „Obermiozän (Sarmat)“ einstufen (vgl. AIGNER 1975: 134).

Die Flora von Böttingen ist, wie schon erwähnt, relativ arm in der Komposition und besteht meist nur aus schlecht erhaltenen Resten. Trotzdem läßt die Vergleichbarkeit der Komposition mit Öhningen, Randecker Maar und anderen Fundstellen eine Einstufung der Fundstelle ins Mittel- bis Obermiozän mit Sicherheit zu.

Da bei der Flora, wie bereits erwähnt, der *knorrii*-Verband vorliegt, ist zudem die stratigraphische Einstufung der Flora in die Florenzone OSM-3b (vgl. GREGOR 1982a: 165) gesichert. Dies bedeutet zugleich eine Einstufung in das Ober-Badenium bis Unter-Sarmatium.

Das Vorkommen von *Aesculus* läßt sich stratigraphisch nicht interpretieren, da bisher keine weiteren Reste der Gattung aus dem süddeutschen Bereich vorliegen. Nur in Wieliczka in Polen fanden sich bisher noch etwas unsichere Reste einer *Aesculus*-Art (*Ae. Rouppertii,* vgl. ZABLOCKI 1928: 202). Diese Fundstelle wird in Florenzone XII (sensu MAI 1967), d. h. in das Mittelmiozän bzw. das Mittel-Badenium, gestellt. Erst im Pliozän tauchen wieder eindeutige Reste der Gattung in Europa auf.

Die Blattflora ist im System nach GREGOR (1982b: 14) als „ahp"-Flora aufzufassen (Standort!), gehört also zu den weitergefaßten „abehlm"-Floren, die ins Mittel- und Obermiozän zu stellen sind und von Säugetierzone MN 5 bis MN 8 (sensu MEIN, vgl. GREGOR 1982a: 164) reichen. Da eine Übergangsflora [abehlm — eilmp (h)] vorliegt, dürfte die Einstufung in Zone MN 7 bzw. MN 8 vorzunehmen sein. Eine weitere zeitliche Einengung dieser sommergrünen, laubabwerfenden Flora ist bis jetzt nicht möglich.

5. Literatur

AIGNER, TH. (1975): Der obermiozäne Thermalsinterkalk von Böttingen (Böttinger Marmor) auf der Schwäbischen Alb. — Der Aufschluß, 3, 122—134, 12 Abb., 1 Tab.; Heidelberg.

BERCKHEMER, F. (1921): Ein Beitrag zur Kenntnis des „Böttinger Marmor". — Jber. Mitt. Oberrh. geol. Ver., N.F. 10: 23—36; Stuttgart.

BLÜTHGEN, J. (1966): Allgemeine Klimageographie. 720 S.; Berlin (de Gruyter).

CARBIENER, R. (1974): Die linksrheinischen Naturräume und Waldungen der Schutzgebiete von Rhinau und Daubensand (Frankreich), eine pflanzensoziologische und landschaftsökologische Studie. — *In:* Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs. 7. Das Taubergießengebiet: 438—535, 26 Abb., 3 Tab.; Ludwigsburg.

DIETLEN, K. R. (1899): *Julus* cfr. *antiquus* und sonstige Funde aus dem Böttinger Sprudelkalk. — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **55:** 390—397; Stuttgart.

— (1902): Nachtrag zu *„Julus* cfr. *antiquus* und sonstige Funde aus dem Böttinger Sprudelkalk". — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **58:** 83—85; Stuttgart.

ENGEL, TH. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl. 645 S., 6 Taf., 1 Kt, viele Abb.; Stuttgart (Schweizerbart).

ENGELHARDT, H. & KINKELIN, F. (1908): Oberpliozäne Flora und Fauna des Untermaintales, insbesondere des Frankfurter Klärbeckens. — Abh. senckenb. naturforsch. Ges., **29:** 151—281, 14 Taf., 1 Abb.; Frankfurt/M.

GREGOR, H.-J. (1980): Ein neues Klima- und Vegetationsmodell für das untere Sarmat (Mittelmiozän) Mitteleuropas unter spezieller Berücksichtigung floristischer Gegebenheiten. — Verh. Geol. Bundesanst., 3 (1979): 337—353, 4 Tab., 1 Kt.; Wien.

GREGOR, H.-J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands — Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. 278 S., 34 Abb., 16 Taf., Anhang; Stuttgart (Enke). — [1982a]

— (1982): Eine Methode der ökologisch-stratigraphischen Darstellung und Einordnung von Blattfloren unter spezieller Berücksichtigung der Tertiär-Ablagerungen Bayerns. — Verh. geol. Bundesanstalt, 1982, **2:** 5—19, 3 Tab., Wien. — [1982b]

GREGOR, H.-J. & HANTKE, R. (1980): Revision der fossilen Leguminosengattung *Podogonium* HEER (= *Gleditsia* LINNÉ) im europäischen Jungtertiär. — Feddes Rep., 91/3: 151—182, Taf. 8—12, 7 Tab., 12 Abb.; Berlin.

HANTKE, R. (1954): Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger Fundstelle Schrotzburg (Schienerberg, Süd-Baden). — Denk-Schr. schweiz. naturf. Ges., Abh., 80/2: 31—118, 16 Taf., 2 Tab., 4 Diagr., 2 Abb.; Zürich.

HARSHBERGER, J. W. (1978): Phytogeographical Survey of North America. 790 S., 18 Taf., 1 Kt.; New York (Hafner).

HEER, O. (1855—59): Flora Tertiaria Helvetiae. 1 (1855): 117 S., 50 Taf.; 2 (1856): 100 S., 110 Taf.; 3 (1859): 378 S., 156 Taf.; Winterthur.

Hofmann, E. (1933): Die Flora des Böttinger Marmor. — Jber. Mitt. Oberrh. geol. Ver., N.F. 22: 74—88, 1 Taf.; Stuttgart.

Jung, W. (1963): Blatt- und Fruchtreste aus der Oberen Süßwassermolasse von Massenhausen, Kreis Freising (Oberbayern). — Palaeontographica, B, **112**: 119—166, Taf. 33—37, 15 Abb., 6 Tab.; Stuttgart.

Jung, W. & Mayr, H. (1980): Neuere Befunde zur Biostratigraphie der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands und ihre palökologische Deutung. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **20**: 159—173, 1 Abb., 1 Tab.; München.

Kirchheimer, F. (1957): Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. 672 S., 55 Taf.; Halle/Saale (VEB Wilh. Knapp).

Mädler, K. (1939): Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. — Abh. senckenb. Ges., **46**, 202 S., 34 Abb., 13 Taf.; Frankfurt a. M.

Mai, D. H. (1967): Die Florenzonen, der Florenwechsel und die Vorstellungen über den Klimaablauf im Jungtertiär der Deutschen Demokratischen Republik. — Abh. zentr. geol. Inst., **10**: 55—81, 4 Abb., 2 Taf., 1 Tab.; Berlin.

Reid, C. & Reid, E. M. (1915): The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. — Meded. Rijsksopsp. Delftst. N., **6**, 178 S., 20 Taf.; Hague.

Rüffle, L. (1963): Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. — Paläont. Abh., **1/3**: 139—298, Taf. 1—34, 45 Abb.; Berlin.

Schopmeyer, C.S. (1974): Seeds of woody plants in the United States. — Agricult. Handbook 450 (U.S.D.A. Forest Service). 883 S., viele Abb. und Tab.; Washington D.C.

Szafer, W. (1947): The pliocene Flora of Kroscienko in Poland. 2. Descriptive Part. — Rozpr. Wydz. matem.-przyrod., PAU, **72**: 163—375, 15 Taf.; Krakow.

Wang, C. W. (1961): The forests of China with a survey of grassland and desert vegetation. — Maria Moors Cabot Found. Publ., Series No. 5, 313 S., 22 Tab., 78 Fig.; Cambridge/Mass. (Harvard Univ. Press).

Westphal, F. (1959): Neue Wirbeltierreste (Fledermäuse, Frösche, Reptilien) aus dem obermiozänen Travertin von Böttingen (Schwäbische Alb). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **107**: 341—366, Taf. 34—37; Stuttgart.

Zablocki, J. (1928): Tertiäre Flora des Salzlagers von Wieliczka, Erster Teil. — Acta Soc. bot. Polon., **5/2**: 174—208, Taf. 7—11; Warszawa.

Zeuner, F. (1931): Die Insektenfauna des Böttinger Marmors. Eine systematische und paläobiologische Studie. — Fortschr. Geol. Paläont., **28**: 247—406, 30 Abb., 19 Taf.; Berlin.

Tafel 1

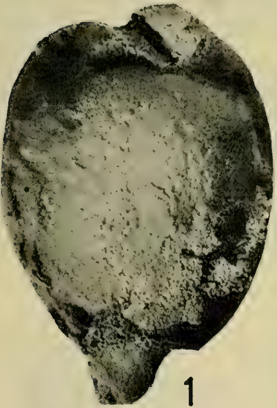
Fig. 1. aff. Lauraceae gen. et spec. indet. — Frucht (Beleg zu „*Celtis* sp." in Hofmann, 1933: 79). SMNS Inv.-Nr. P 1228/4. — x2.

Fig. 2 — 4. *Gleditsia knorrii* (Heer) Gregor, Hülsen (Beleg zu „*Podogonium knorrii* Heer" in Hofmann 1933: 81).
2: Abdruck einer Hülse. SMNS Inv.-Nr. P 1228/6. — x2.
3: Kolorierter Ausguß des Abdrucks. SMNS Inv.-Nr. P 1228/6. — x2.
4: Abdruck einer Hülse mit Stiel. SMNS Inv.-Nr. P 1228/7. — x2.

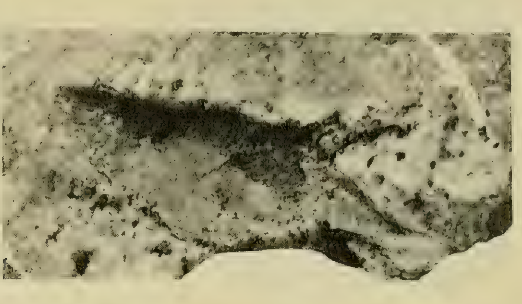
Fig. 5. aff. Lauraceae gen. et spec. indet., Beeren (Beleg zu „*Celtis* sp." in Hofmann 1933: 79). SMNS Inv.-Nr. P 1228/5. — x2.

Fig. 5, 7. *Aesculus* cf. *spinosissima* C. & E.M. Reid vel *Aesculus* nov. spec., Früchte (Beleg zu „*Platanus* sp." in Hofmann 1933: 79, 80). SMNS Inv.-Nr. P 1228/8.
6: Stachelhohlräume im Thermalsinterkalk. — x10.
7: Frucht mit dünnem Perikarp und Stacheln. Ausguß mit Silikonkautschuk. — x2.

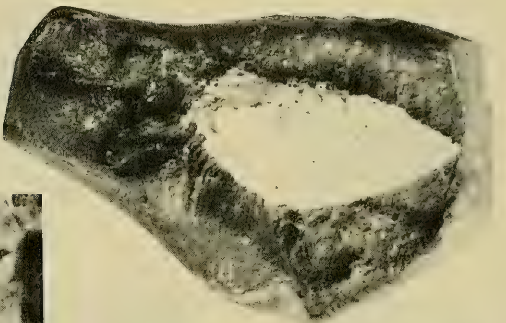
Fig. 8—10. *Aesculus hippocastanum* L., rezente sterile Früchte (vom Hof des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg).
8: kleines Exemplar mit deutlichen Stacheln und apikalem Stylarrest. — x2.
9: mittelgroße sterile Frucht mit langen Stacheln. — x2.
10: aufgespaltene Frucht, die Dehiszenzlinien zeigend, mit den verkümmerten Samen an der Plazenta. — x2.



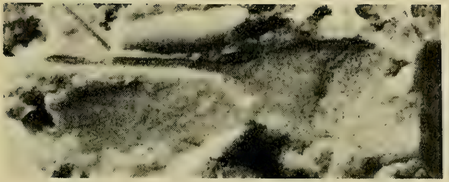
1



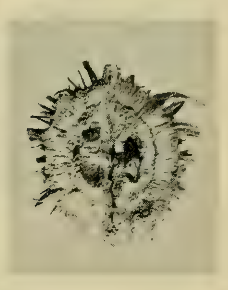
2



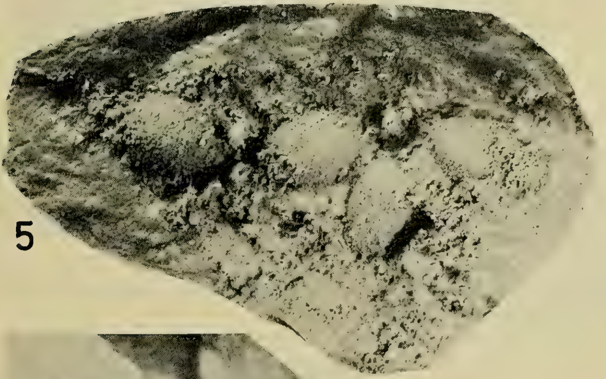
3



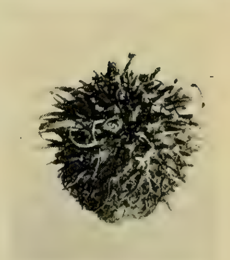
4



10

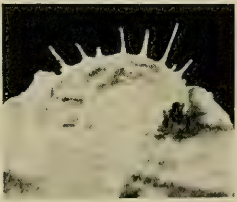


5

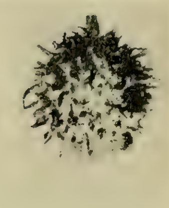


9

6



7



8

Tafel 2

Fig. 1—11. *Aesculus* cf. *spinosissima* C. & E. M. Reid vel *Aesculus* nov. spec., Früchte (Belege und Originale zu „*Platanus* sp.“ in Hofmann 1933: 79, 80);

1: Exemplar, einen Platanenfruchtstand vortäuschend, mit zentralem Hohlraum und strahlig-radialer Struktur (Kalkausfällungen zwischen den Stacheln). SMNS Inv.-Nr. P 1228/13. — x1.

2: Silikonkautschuk-Ausguß von 1, Stachelbasen und 5 Dehiszenzlinien aufweisend. SMNS Inv.-Nr. P 1228/13. — x2.

3: Zentraler Hohlraum im Travertin mit radialstrahliger Struktur, wiederum einen Platanenfruchtstand vortäuschend. SMNS Inv.-Nr. 22 287. — x1.

4: Innenfläche von 3 mit kleinen Löchern (Hohlräume der Stacheln). SMNS Inv.-Nr. 22 287. — x2.

5: Silikonkautschuk-Ausguß mit Stiel und Stacheln. SMNS Inv.-Nr. 22 287. — x1.

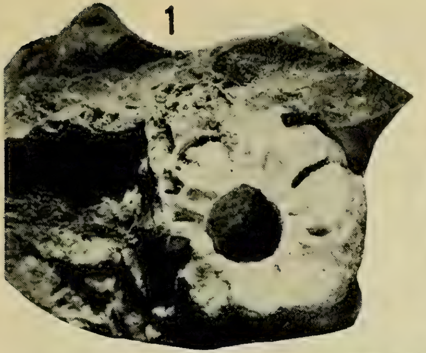
6: Travertinstück mit zentralem Hohlraum, kleinen Löchern auf der Innenfläche (Stachelreste) sowie dem Abguß des Samenfaches und röhrenformigen Ummantelungen der ehemaligen Stacheln. SMNS Inv.-Nr. P 1228/10 — x2.

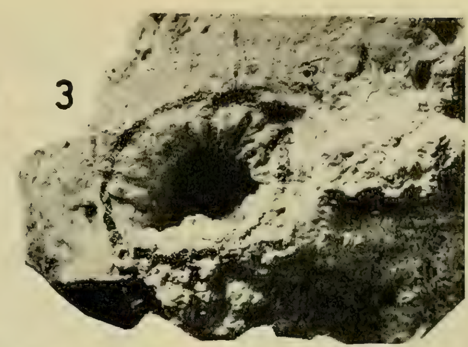
7, 8: Silikonkautschuk-Ausguß von zwei Seiten, die stachelige Oberfläche des Perikarps zeigend. SMNS Inv.-Nr. P 1228/10. — x2.

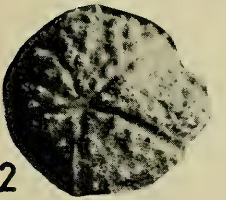
9: Perikarprest eines größeren Exemplars (Beleg zu *Fagus* sp. in Hofmann 1933: 75), mit Stachelbasen. SMNS Inv.-Nr. P 1228/11. — x2.

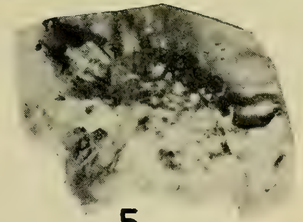
10: Junge Frucht der fossilen Roßkastanie mit Samenfächern (zentral) und radialstrahliger Ausbildung der Stachelumkrustungen. SMNS Inv.-Nr. P 1228/9. — x5.

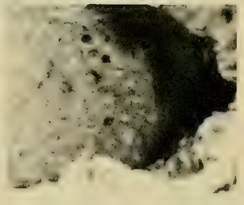
11: Silikonkautschuk-Ausguß mit deutlichen Stacheln, einer dünnen Perikarpschale und dem Ausguß der Samenschale. SMNS Inv.-Nr. P 1228/12. — x5.

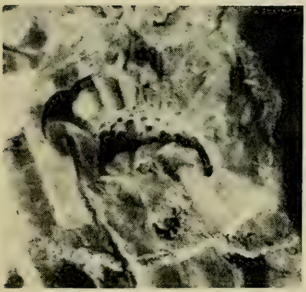

1

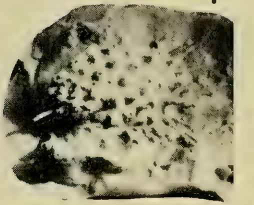

3

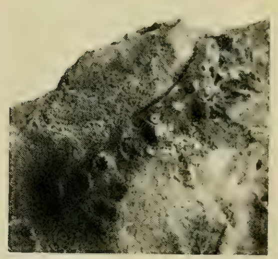

2

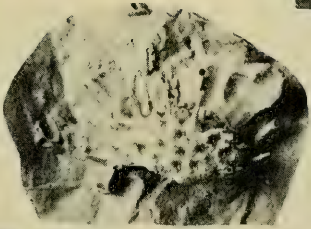

5

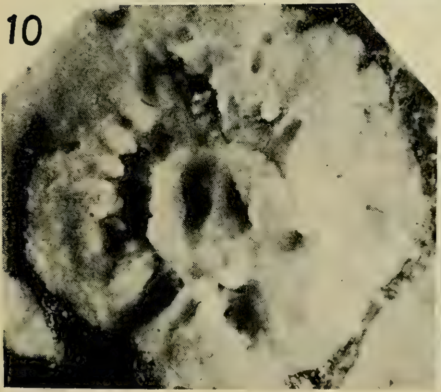

4

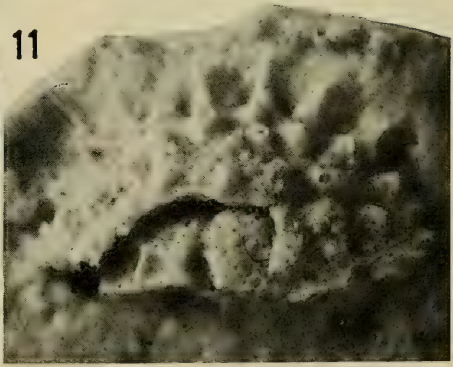

6


7


9


8


10


11

Tafel 3

Fig. 1, 2. *Cinnamomum polymorphum* Heer — Blätter (Original zu „*Pteroceltis Tatarinowii* Maxim.“ in Hofmann 1933: 79). — x1.

1: Handstück mit mehreren Blättern, unter anderem von *Gleditsia lyelliana* (Heer) Hantke; SMNS Inv.-Nr. 21 110. — x1.

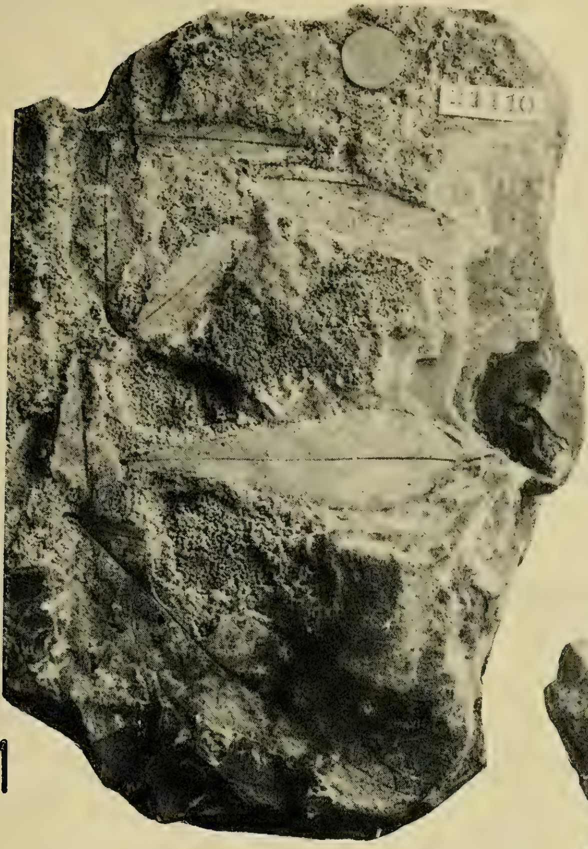
2: Einzelblatt; SMNS Inv.-Nr. P 1228/1. —x1.

Fig. 3. Coniferae gen. et spec. indet. (Nadelreste) und Stengelreste von *Aesculus* sp. SMNS Inv.-Nr. P 1228/2. — x1.

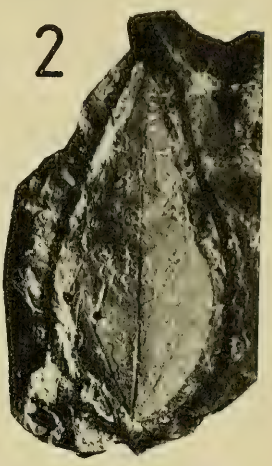
Fig. 4, 5. *Gleditsia lyelliana* (Heer) Hantke, Fiederblättchen (Belege zu „*Podogonium lyellianum* Heer“, „*P. obtusifolium* Heer“ und „*P. latifolium* Heer“ in Hofmann 1933: 81). —

4: Handstück mit mehreren Blättern; SMNS Inv.-Nr. P 1228/2. — x1/2.

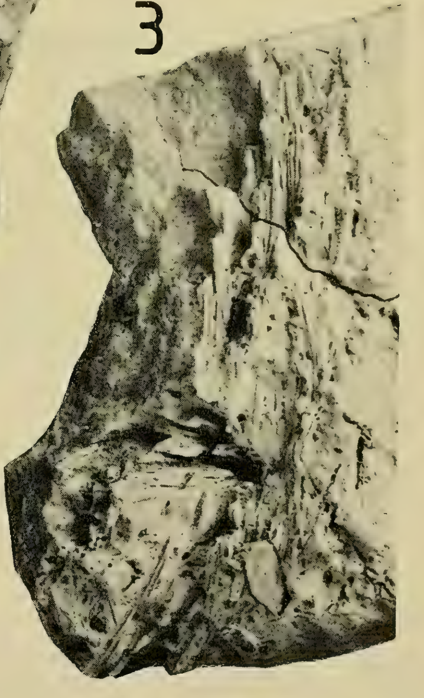
5: Zwei Einzelblättchen. SMNS Inv.-Nr. P 1228/3. — x1.



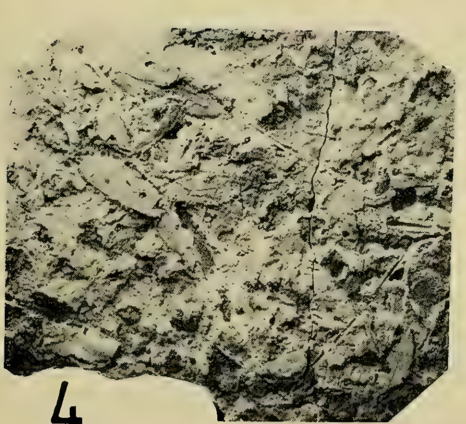
1



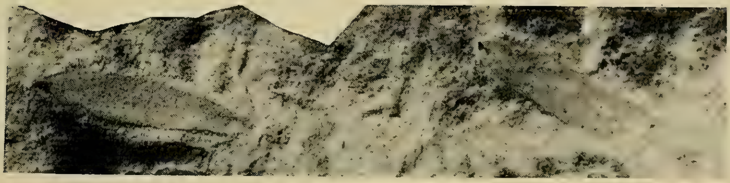
2



3



4



5

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

7

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Schloss Rosenstein, 7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 89	19 S.	Stuttgart, 15. 12. 1982

SMITHSONIAN
MAY 1983
LIBRARIES

Spinnen der Familien Tetragnathidae, Uloboridae und Dipluridae in Dominikanischem Bernstein und allgemeine Gesichtspunkte (Arachnida, Araneae)

Spiders of the families Tetragnathidae, Uloboridae, and Dipluridae in Dominican amber and general aspects (Arachnida, Araneae)

Von Wolfgang Schawaller1), Ludwigsburg

Mit 26 Abbildungen und 2 Tabellen

Summary

Fossil spiders of the families Tetragnathidae (*Tetragnatha pristina* n.sp.), Uloboridae (*Miagrammopes* sp.), and Dipluridae (? *Ischnothele* sp.) from Dominican amber are presented. Hitherto fossils of the family Uloboridae have not been recorded. Some critical comments are added for the known fossils of the family Tetragnathidae which may be of general interest in studying amber fossils.

The fossils verify for the first time the existence of a tarsal and a lyriform organ of spiders in the Tertiary age. Moreover a first detailed documentation is given for a cribellate spinning apparatus in fossils. The structure of the spinning apparatus allow some conclusions about the spinning behaviour in that time.

Zusammenfassung

Fossile Spinnen der Familien Tetragnathidae (*Tetragnatha pristina* n.sp.), Uloboridae (*Miagrammopes* sp.) und Dipluridae (? *Ischnothele* sp.) aus Dominikanischem Bernstein werden vorgestellt. Die Familie Uloboridae ist bislang noch nicht fossil nachgewiesen worden. Zu den bekannten Fossilien der Familie Tetragnathidae werden einige kritische Anmerkungen angefügt, die von allgemeinem Interesse bei der Untersuchung von Bernsteinfossilien sein dürften.

Die Fossilien belegen zum ersten Mal die Existenz eines Tarsalorgans und eines lyriformen Organs bei Spinnen im Tertiär. Außerdem wird erstmalig ein cribellater Spinnapparat bei Fossilien genauer dokumentiert. Die Struktur der Spinnapparate liefert Hinweise auf das damalige Spinnverhalten.

---

1) Bernstein-Arachnida Nr. 14. — Nr. 13: Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **86:** 1—12 (1982). Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Inhalt

1. Einleitung 2

2. Familie Tetragnathidae
  - 2.1. *Tetragnatha pristina* n.sp. aus Dominikanischem Bernstein 3
    - 2.1.1. Beschreibung 3
    - 2.1.2. Beziehungen 7
    - 2.1.3. Rückschlüsse 8
  - 2.2. Kritische Anmerkungen zu anderen fossilen Tetragnathidae 8
    - 2.2.1. *Tetragnatha tertiaria* SCUDDER 1980 9
    - 2.2.2. *Nephila pennatipennis* SCUDDER 1980 9
    - 2.2.3. *Nephila dommeli* WUNDERLICH 1982 9
    - 2.2.4. *Acrometa cristata* PETRUNKEVITCH 1942 10

3. Familie Uloboridae
  - 3.1. *Miagrammopes* sp. aus Dominikanischem Bernstein 11
    - 3.1.1. Beschreibung 11
    - 3.1.2. Beziehungen 13
    - 3.1.3. Rückschlüsse 14

4. Familie Dipluridae
  - 4.1. (?) *Ischnothele* sp. aus Dominikanischem Bernstein 16
    - 4.1.1. Beschreibung 16
    - 4.1.2. Beziehungen 18
    - 4.1.3. Rückschlüsse 18

5. Literatur 19

1. Einleitung

Unter den zahlreichen Spinnen der Stuttgarter Bernsteinsammlung (Familienübersicht bei SCHAWALLER 1981) befinden sich auch Angehörige der Familien Dipluridae, Tetragnathidae und Uloboridae. Die Untersuchung gerade dieser Fossilien bietet sich aufgrund besonderer Gesichtspunkte an:

Von allgemeinerem Interesse dürfte der erste Nachweis von Vogelspinnen (sensu lato) in Dominikanischem Bernstein sein. Zwar ist es nur ein Jungtier — mit dem keine eindeutige taxonomische Zuordnung gelingen kann —, aber ein adultes Exemplar der gewöhnlich sehr großen orthognathen Spinnen ist selbst in Dominikanischem Bernstein wohl so schnell nicht zu erwarten.

Das Fossil der Familie Tetragnathidae wurde aus zwei Gründen für eine nähere Bearbeitung ausgewählt. Zum einen ist das Tier ideal erhalten, was eine morphologische „Rundum-Untersuchung" demonstrieren läßt. Nur eine solche komplette Merkmalsdokumentation mit spezieller Untersuchungstechnik schöpft den Informationsgehalt — den die Bernsteininklusen besitzen — voll aus, und nur auf dieser Basis sind Rückschlüsse taxonomischer und anderer Art möglich und sinnvoll. Ein zweiter Anlaß für die Auswahl sind alte und neue Veröffentlichungen anderer Fossilien der Familie Tetragnathidae, zu denen einige kritische Anmerkungen nötig scheinen.

Das Fossil der Familie Uloboridae schließlich repräsentiert eine cribellate Spinne, bei der ergänzend deutlich wird, welch feine Strukturen in Dominikanischem Bernstein konserviert sein können, und welche Rückschlüsse auf die Lebensweise der Spinnen im Tertiär dadurch möglich sind.

Dank

Dr. M. Grasshoff machte mir rezentes Vergleichsmaterial der Gattung *Tetragnatha* aus der Arachniden-Sammlung des Senckenberg Museums (Frankfurt/M.) zugänglich, und Dr. D. Schlee gab wie immer Anregungen zum Manuskript. Beiden Kollegen danke ich herzlich.

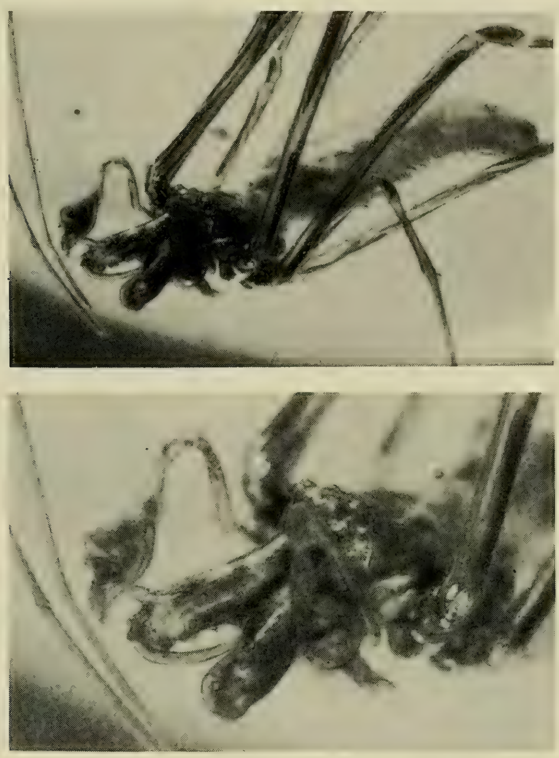


Abb. 1—2. *Tetragnatha pristina* n. sp. aus Dominikanischem Bernstein. — 1: ♂-Holotypus in Schrägansicht, Körperlänge ohne Cheliceren etwa 4 mm. — 2: Detailansicht von Abb. 1.

2. Familie Tetragnathidae

2.1. *Tetragnatha pristina* n.sp. aus Dominikanischem Bernstein

2.1.1. Beschreibung

Abb. 1—9

Holotypus: ♂ aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-3591-D-1 (Abb. 1—2).

Erhaltung: Das Fossil ist fast komplett (es fehlt nur die rechte Coxa-IV) sowie trübungsfrei eingebettet und daher von allen Seiten untersuchbar. Es handelt sich um echten Bernstein, wie die Ätherprobe etc. (Schlee & Dommel 1981) zeigte, nicht um Kopal.

Diagnose. — Erste fossile in Bernstein erhaltene Art der weltweit verbreiteten Gattung, kenntlich durch den Bau des ♂-Pedipalpus (Abb. 5—6), Bedornung der Cheliceren (Abb. 3—4), Augenstellung (Abb. 4, 8) und Bedornung der Beine (Abb. 9).

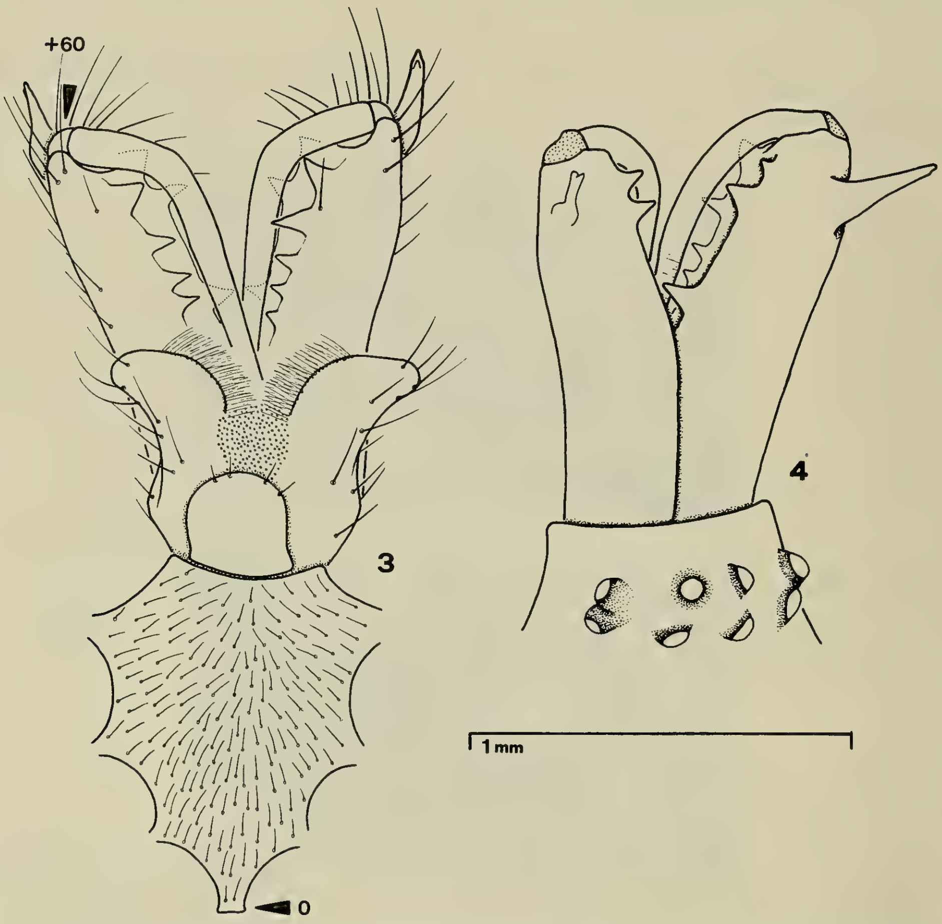


Abb. 3—4. *Tetragnatha pristina* n. sp. aus Dominikanischem Bernstein. — 3: Ventralansicht von Sternum, Labium, Palpus-Coxalendite und Cheliceren; Sternum in Planlage, Cheliceren-Grundglied-Spitze (Pfeil) 60 µm über diesem Niveau. — 4: Cheliceren und Augen von schräg dorsal; rechte Chelicere in Planlage; Beborstung weggelassen.

Prosoma (Abb. 1—4, 8). — Carapax von gattungstypischer Form, ohne erkennbare Borsten. Augenstellung und absolute Augendurchmesser siehe Schema in Abb. 8; VMA am größten, HSA am kleinsten, VSA und HSA eng beieinander stehend, sich fast berührend. Sternum von gattungstypischer Form (Abb. 3), median zweimal so lang wie vorne breit; Beborstung von hinten nach vorne gelagert und etwas zur Mitte orientiert.

Cheliceren (Abb. 3—4). — Grundglied etwa dreimal so lang wie in der Mitte in Mediananansicht breit. Bezahnung des Grundgliedes nur in der distalen Hälfte erkennbar: distaler Zahn des dorsalen und ventralen Falzrandes genau gegenüber stehend, ebenso fünfter Ventralzahn und dritter Dorsalzahn; Zähne nach basal kleiner werdend, kein Zahn auffällig größer als die anderen, Abstand zwischen zweitem und drittem Dorsalzahn auffällig groß. Apophyse basal birnenförmig verdickt, distal zweispitzig. Klaue zumindest im mittleren Bereich innen fein quer gerieft.

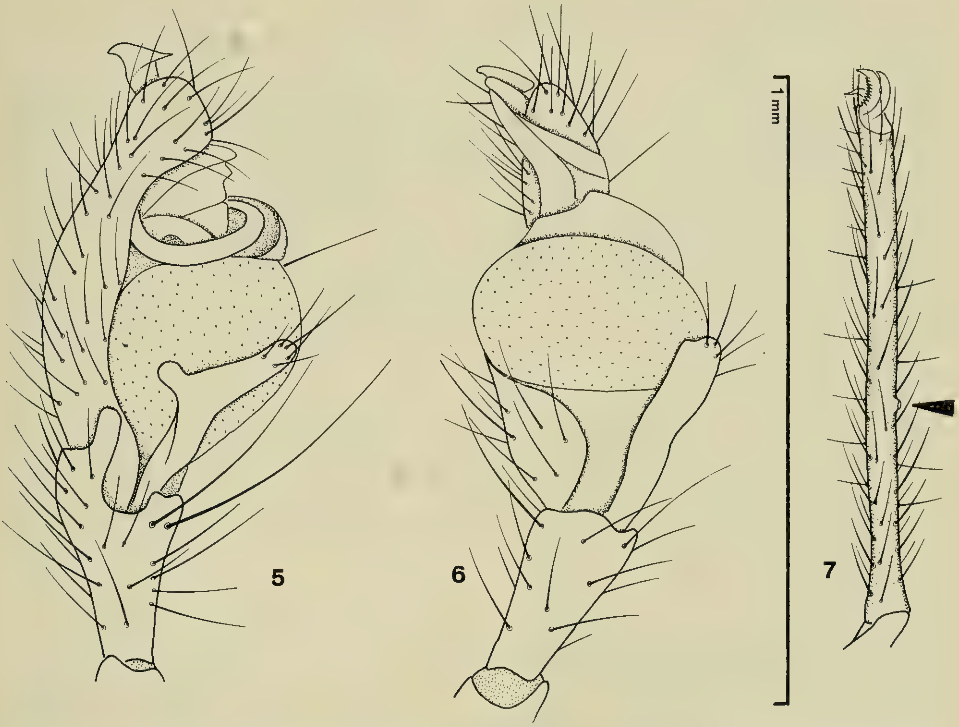


Abb. 5—7. *Tetragnatha pristina* n. sp. aus Dominikanischem Bernstein. — 5: Rechte Palpusspitze des ♂-Holotypus von schräg innen. — 6: Linke Palpusspitze des ♂-Holotypus von außen. — 7: Tarsus des Laufbeines-II mit Tarsalorgan (Pfeil).

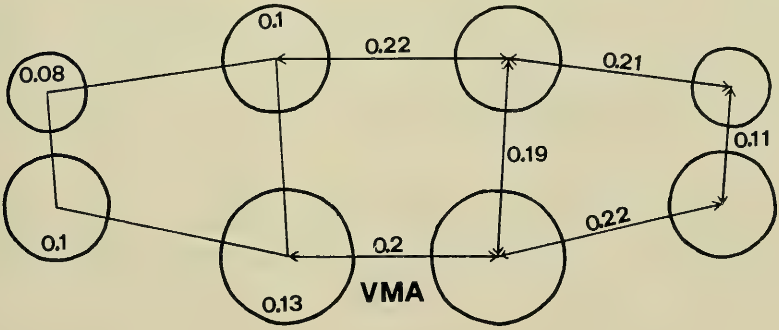


Abb. 8. *Tetragnatha pristina* n. sp. aus Dominikanischem Bernstein. — Schematische Darstellung von Position, Abstand und Durchmesser der Augen (VMA = Vordere Mittelaugen); Abstände der Mittelpunkte und Durchmesser der Augen in mm.

Pedipalpus (Abb. 3, 5—6). — Coxalendite vorne stark nach außen geschwungen, Lateralkante mit einzelnen Borsten besetzt (Abb. 3). Femur 0,73 mm, Patella 0,26 mm, Tibia 0,35 mm lang. Tibia relativ kurz, nur etwa zweimal so lang wie distal breit; 1,3× länger als Patella. Form von Paracymbium und Cymbium siehe Abb. 5—6. Conductor basal mit gefalteter Haematodocha („pleats“ sensu LEVI 1981). Ausbildung der sklerotisierten Conductor-Spitze bei der Ansicht von innen ähnlich einem Widerhaken, siehe Abb. 5.

Laufbeine (Abb. 1—2, 7, 9). — Beinformel I—II—IV—III, Länge der einzelnen Abschnitte siehe Tab. 1. Coxen ohne Besonderheiten. Alle Hauptklauen kammförmig gezähnt, mit 9—10 Zähnchen, Mittelklaue und gefiederte Endborsten zum Festhalten des Spinnfadens vorhanden. Am Tarsus-I und Tarsus-II Tarsalorgan erkennbar (Pfeil in Abb. 7), Position dieses Organs an beiden Tarsen: Tarsus-Länge/Abstand von der Tarsus-Basis = 2,3—2,4. Trichobothrien in größerer Zahl auf allen Femora und Tibien vorhanden, aber durch die Bernstein-Einbettung nicht immer von ähnlichen Borsten ohne Becher-Insertion zu unterscheiden. Bedornung der Beine nur an prolateraler, retrolateraler und dorsaler Seite, fehlend an ventraler Seite; Positionsschema der Dornen siehe Abb. 9. Femur-I mit 12 Dornen, Femur-II (9), Femur-III (5), Femur-IV (6); Patella-I—IV (je 2); Tibia-I (8), Tibia-II (6), Tibia-III (1), Tibia-IV (6); Metatarsus-I (1), Metatarsus-II (1), Metatarsus-III (2), Metatarsus-IV (3); Tarsus-I—IV (je 0).

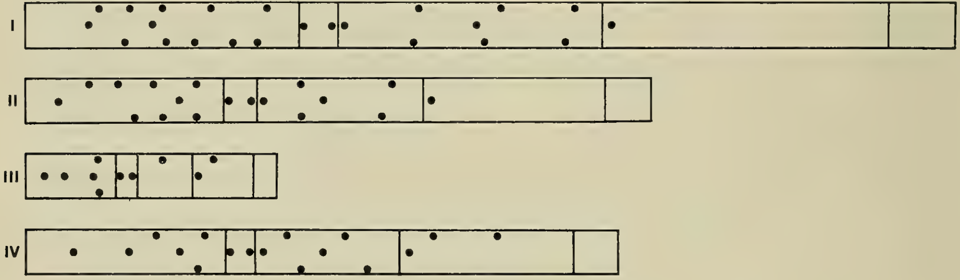


Abb. 9. *Tetragnatha pristina* n. sp. aus Dominikanischem Bernstein. — Bedornungsschema der Laufbeine I—IV. Fe (Femur), Pa (Patella), Ti (Tibia), Mt (Metatarsus), Ta (Tarsus) im gleichen Längenmaßstab (siehe Tab. 1). Prolaterale Dornen jeweils an der oberen Kante, retrolaterale Dornen an der unteren Kante, dorsale Dornen in der Mitte (ventrale Dornen fehlen an allen Beinen).

Opisthosoma (Abb. 1). — Form langgestreckt, etwa 3,5× so lang wie maximal breit. Beborstung überall regelmäßig, keine Farbmuster erkennbar. Spinnwarzen klein und eingezogen, ganz am Ende des Abdomen und nicht von einer schwanzförmigen Spitze des Abdomen überragt.

Tab. 1. *Tetragnatha pristina* n.sp. aus Dominikanischem Bernstein. — Länge der Beinsegmente in mm.

	I	II	III	IV
Femur	4,57	3,30	1,46	3,30
Patella	0,62	0,55	0,33	0,40
Tibia	4,40	2,76	0,91	2,42
Metatarsus	4,75	3,00	0,99	2,91
Tarsus	1,13	0,77	0,40	0,70
zusammen	15,47	10,38	4,09	9,73

2.1.2. Beziehungen

Die Zugehörigkeit des beschriebenen Fossils zur Gattung *Tetragnatha* ist eindeutig, dies belegen allein die Struktur des ♂-Pedipalpus, der Cheliceren-Bau und das langgestreckte, zylindrische Abdomen. Die Gattungsbeschreibung von Levi (1981) paßt in allen Punkten auf die Inkluse aus Dominikanischem Bernstein, lediglich das Fehlen bzw. Vorhandensein eines Tapetum in den Lateralaugen ist wegen der Bernstein-Einbettung am Fossil nicht überprüfbar.

Die Gattung ist weltweit verbreitet und überstreicht von arktischen bis zu tropischen Gebieten alle Klimabereiche. Allein aus Nord- und Mittelamerika sind 36 nominelle Arten nachgewiesen, deren Validität bislang aber nur für den nordamerikanischen Bereich endgültig abgeklärt ist (Levi 1981). Ausgewählte morphologische Merkmale des Fossils, die sich bei rezenten Arten als Artkennzeichen bewährt haben (hauptsächlich Pedipalpus-Bau, Augenstellung, Cheliceren-Länge und -Bezahnung), wurden mit den Beschreibungen (Zusammenfassungen bei Chickering 1957 a, 1957 b, 1957 c, 1959, 1962; Levi 1981; Petrunkevitch 1930) der folgenden rezenten, in Amerika verbreiteten „Arten“ (alphabetische Reihenfolge) verglichen. Außerdem standen bei einigen Arten (markiert mit *) ergänzend alkoholkonservierte ♂♂ zur Verfügung.

branda Levi 1981
* *caudata* Emerton 1884
cognata F. Cambridge 1903
confraterna Banks 1909
* *dearmata* Thorell 1873
earmra Levi 1981
* *elongata* Walckenaer 1805
elyunquensis Petrunkevitch 1930
ethodon Chamberlin & Ivie 1936
exigua Chickering 1957 c
* *extensa* Linneus 1758
farri Chickering 1962
fragilis Chickering 1957 a
gertschi Chickering 1957 a
* *guatemalensis* O. Cambridge 1889
* *laboriosa* Hentz 1850
lewisi Chickering 1962
mabelae Chickering 1957 a
mexicana Keyserling 1865
nitens Audouin 1825
orizaba Banks 1898
* *pallescens* F. Cambridge 1903
pallida O. Cambridge 1889
piscatoria Simon 1897
shoshone Levi 1981
sinuosa Chickering 1957 a
* *straminea* Emerton 1884
subextensa Petrunkevitch 1930
tenuis O. Cambridge 1889
tenuissima O. Cambridge 1889
tristani Banks 1909
tropica O. Cambridge 1889
vermiformis Emerton 1884
* *versicolor* Walckenaer 1841
* *viridis* Walckenaer 1841
visenda Chickering 1957 c

Mit diesen „Arten“ konnte hinsichtlich aller verglichenen Merkmale keine vollständige Übereinstimmung des Fossils festgestellt werden, konsequenterweise erfolgt eine Neubenennung der Inkluse aus Dominikanischem Bernstein. Sicher werden sich noch manche dieser rezenten Arten bei sorgfältiger Revision als synonym erweisen. Vor einer solchen Arbeit kann leider noch nicht entschieden werden, welche Arten monophyletische Gruppen bilden, und zu welchen rezenten Arten die fossile Art *T. pristina* n.sp. eine engere Beziehung besitzt.

Die näher mit *Tetragnatha pristina* n.sp. verwandten Arten sind höchstwahrscheinlich bei den oben aufgeführten amerikanischen Arten zu suchen. Arten aus anderen zoogeographischen Regionen kommen weniger in Betracht; diese mußten leider des Umfangs wegen von einem Vergleich ausgenommen werden. Als wichtigstes artspezifisches Kennzeichen hat sich die Form der Conductor-Spitze erwiesen. Eine ähnliche Ausprägung bei diesem Merkmal wie bei der fossilen *T. pristina* n.sp. zeigen *T. elongata* und *T. vermiformis* (siehe Abbildungen bei Levi 1981); bei *T. elongata* sind jedoch unter anderem die Cheliceren und Palpen signifikant länger, und bei *T. vermiformis* ist unter anderem die Augenstellung ganz anders. Nach Chickering (1957 c) sollen heute auf der Antilleninsel Hispaniola — woher der Dominikanische Bernstein stammt — die „Arten“ *confraterna, nitens* (sub *antillana*), *pallescens* und *tenuissima* leben. Zu diesen Arten konnte ich an Hand der allerdings ungenügenden Beschreibungen keine nähere Beziehung zum vorgestellten Tier aus Dominikanischem Bernstein feststellen.

2.1.3. Rückschlüsse

Wenn die Gattung *Tetragnatha* bereits im Tertiär in Mittelamerika vorkam — was hiermit erstmalig belegt ist —, so muß auch deren Schwestergruppe (wahrscheinlich Gattung *Dolichognatha, Glenognatha* oder *Pachygnatha* bzw. eine noch zu ermittelnde Kombination daraus) gleichzeitig als Stamm- oder *Gruppe (sensu Hennig) dort existiert haben. Diese Schwestergruppe ist folglich noch im Dominikanischen Bernstein zu erwarten. Entsprechendes gilt auch für die Schwestergruppe der Familie Tetragnathidae selbst, die bei einer Familie der Aranoidea (bzw. Familien-Kombination) zu suchen ist; die sicher dazu gehörende Familie Araneidae ist schon für den Dominikanischen Bernstein nachgewiesen.

Mit *Tetragnatha pristina* n.sp. wird zum ersten Mal die Existenz eines Tarsalorgans (zumindest dessen exoskeletaler Anteil) bei Spinnen für das Tertiär nachgewiesen. Dieses Organ stellt bei rezenten Spinnen höchstwahrscheinlich einen Geruchsrezeptor dar, eventuell auch einen Feuchtigkeitsrezeptor. Eine solche Chemorezeption bei Spinnen war folglich schon im Tertiär entwickelt und ist sicherlich noch viel früher entstanden. Dies gilt analog auch für die Mechanorezeption (Trichobothrien, lyriformes Organ, siehe Kapitel 3.1.3.).

Bei der Kopulation rezenter *Tetragnatha*-Arten ergreift das ♂ mit seinen Cheliceren die Cheliceren des ♀, dabei dient die dorsodistale Chelicerenapophyse des ♂ der Arretierung beider Partner während der Spermaübertragung. Da das fossile ♂ ebenso eine Apophyse an gleicher Stelle besitzt, kann deshalb auf eine vergleichbare Sexualbiologie zur Entstehungszeit des Dominikanischen Bernsteins geschlossen werden. Rezente *Tetragnatha*-Arten leben vorzugsweise in Gewässernähe und bauen dort ihre Fangnetze (Radnetz mit meist offener Nabe). Die Netzgestalt ist bei allen untersuchten Gattungsangehörigen relativ einheitlich (Wiehle 1939); wahrscheinlich hat auch die fossile Art des Dominikanischen Bernsteins ein solches Netz gebaut.

2.2. Kritische Anmerkungen zu anderen fossilen Tetragnathidae

Es soll an dieser Stelle betont werden, daß die folgenden kritischen Anmerkungen zu anderen Fossilien der Familie Tetragnathidae mithelfen sollen, die Qualität künftiger Publikationen zu heben. An beispielhaft ausgewählten Spinnen wird demonstriert, welche Gesichtspunkte bei einer sinnvollen Fossilienbearbeitung berücksichtigt werden sollten. Dabei bleibt unbehandelt, ob diese Fossilien wirklich zur Familie Tetragnathidae im heutigen Sinne gehören.

2.2.1. *Tetragnatha tertiaria* Scudder 1890
(Florissant-Lagerstätte/Colorado)

Eine Benennung von Fossilien im Sinne der zoologischen Nomenklatur ist nur dann sinnvoll, wenn die Eindeutigkeit der Beschreibung gewährleistet ist. Das bedeutet bei einer Benennung als „nova species", daß Artkennzeichen dokumentiert, also beschrieben und möglichst auch in definierter Lage abgebildet werden müssen. Zu solchen Artkennzeichen gehören bei Spinnen ganz allgemein z. B. Augenstellung, Pedipalpus-Bau der ♂♂ und die Cheliceren-Bezahnung. Da diese Kennzeichen in der Regel auch bei noch so guten Sediment-Fossilien nur gequetscht oder überhaupt nicht sichtbar sind, ist eine nomenklatorische Benennung solcher Spinnen — wie es *Tetragnatha tertiaria* Scudder 1890 darstellt — abzulehnen. Dies um so mehr, als zur Zeit der Beschreibung Ende des vorigen Jahrhunderts schon über zehn rezente *Tetragnatha*-Arten allein aus Nordamerika (vgl. Kapitel 2.1.2.) publiziert waren, und das Problem der Artentrennung schon damals geläufig gewesen sein muß. Es soll hier nicht generell am Wert solcher Sediment-Fossilien gezweifelt werden, jedoch kann eine Fossiliendokumentation auch ohne nomenklatorische Benennung von Gewinn sein. Sonst werden Namen dieser Art nur von Arbeit zu Arbeit weitergeschleppt und belasten sinnlos die ohnehin schon umfangreiche Literatur.

2.2.2. *Nephila pennatipes* Scudder 1890
(Florissant-Lagerstätte/Colorado)

Für diese Art gelten hinsichtlich der Namensgebung die gleichen Einschränkungen wie unter 2.2.1. Hinzu kommt, daß es sich bei diesem Fossil um ein ♀ handelt, welches generell (bei Spinnen) weniger Artcharakteristika aufweist als ein ♂. Selbst bei Publikationen rezenter Arten dient ein ♀ allein nur ausnahmsweise als Grundlage einer Neubenennung; um so mehr sollte dies bei einer Fossilien-Bearbeitung unterbleiben.

2.2.3. *Nephila dommeli* Wunderlich 1982
(Dominikanischer Bernstein)

Die Fossilien des Bernsteins sind im Gegensatz zu den unter 2.2.1. und 2.2.2. behandelten Sedimentfossilien meist ungequetscht dreidimensional und oft ideal konserviert, was besonders für den Dominikanischen Bernstein gilt. Deshalb könnte man zumindest von Fossilien dieses Bernsteins eine exaktere Merkmalsdokumentation erwarten, als es zum Beispiel bei *Nephila dommeli* Wunderlich 1982 geschehen ist (Gattungszugehörigkeit zur Familie Tetragnathidae noch umstritten). Wenn sieben Inklusen auf nicht einmal einer Textseite beschrieben werden und die Illustrationen zum größten Teil skizzenhaft sind (Abb. 4, 11, 12 sprechen für sich!), so zeugt dies nicht von einer ausreichenden und sorgfältigen Dokumentation. Auf dieser Basis taxonomische und andere Rückschlüsse ziehen zu wollen, erscheint mir sehr fragwürdig. Bei künftigen Revisionen muß in der Regel solch kurz und ungenau publiziertes Material neu untersucht werden; dies bedeutet zweifellos einen erhöhten Zeitaufwand für den gewissenhafteren Untersucher. Wenn nun trotz mangelhafter Dokumentation auch noch eine nomenklatorische Benennung vorgenommen wird, so entsteht bei den Inklusen des Dominikanischen Bernsteins bald das gleiche Chaos, wie es bei den Fossilien des Baltischen Bernsteins schon in vielen Gruppen existiert. Darauf hat auch Schlee (1982) kürzlich hingewiesen.

Eine mangelhafte Merkmalsdokumentation ist keine Basis für eine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen, was bei der Beschreibung von *Nephila dommeli* deutlich wird. Diese Diskussion (eine der wichtigsten Teile einer Neubeschreibung) beschränkt sich dort auf lediglich vier Zeilen, deren Inhalt zudem recht verschwommen erscheint: „Nach dem ♂-Pedipalpus bestehen Beziehungen zur rezenten *Nephila clavipes*; bei *clavipes* sind aber Konduktor/Embolus schmaler, länger und distal kaum umgebogen". Die subjektiven Angaben „schmaler, länger, kaum" sollten durch Meßwerte oder durch eine Zeichnung objektiv belegt werden, andernfalls ist diese Aussage nicht überprüfbar. Außerdem fehlt eine Begründung, warum jenes Fossil zu *Nephila* gehört, denn: „Die ♂ dieser Gattung sind leicht nach dem stark verlängerten Pedipalpus (Embolus und Konduktor) zu erkennen; ihr Hinterkörper (Opisthosoma) trägt ein Schildchen (Scutum)" läßt diesen Rückschluß nicht zu, da es sich nicht um gattungsspezifische Kennzeichen handelt.

Diese kritischen Anmerkungen gelten sinngemäß leider auch für die vier anderen Spinnen-„Beschreibungen" der gleichen Arbeit neben *Nephila dommeli,* was hier nicht näher ausgeführt werden soll. Vorsicht gebührt außerdem den allgemeinen Anmerkungen, die rein hypothetisch sind und keine wissenschaftliche (= beweisbare) Grundlage besitzen: z. B. setzen Angaben über die prozentuale Häufigkeit von Gattungen voraus, daß die Gattungszugehörigkeit aller Fossilien bereits bekannt sein muß — dies ist aber noch lange nicht der Fall. Diskussionen über Speziationsgeschwindigkeiten sind vollkommen spekulativ, wenn nicht die Summe aller Synapomorphien und deren Veränderung in definierter Zeit bekannt sind; darüber ist bei Spinnen aber noch fast nichts bekannt.

Ich würde mir wünschen, wenn in künftigen Arbeiten über Fossilien des Dominikanischen Bernsteins — nicht nur bei Spinnen — eine genauere Merkmalsdokumentation erfolgen würde. Nur dann lassen sich handfeste Schlußfolgerungen ziehen.

2.2.4. *Acrometa cristata* PETRUNKEVITCH 1942

(Baltischer Bernstein)

Die Beschreibung von PETRUNKEVITCH (1942) ist ausführlich, aber leider sind die Abbildungen recht schemenhaft. Davon abgesehen seien noch andere Punkte kritisch vermerkt. Der Originalbeschreibung liegen acht adulte ♂♂ zugrunde. Von diesen wird behauptet: „all eight specimens undoubtedly belong to the same species and ..., the structure of the palp is the same". Aus anderen Textstellen geht hervor, daß die Palpen bei einem Teil der Fossilien-♂♂ überhaupt nicht und beim Rest nur von verschiedenen Seiten sichtbar sind. Wenn aber überhaupt keine Ansichten oder nur Ansichten von verschiedenen Seiten vorliegen (von denen man sich auch Abbildungen wünschen würde), also wenn der Palpus nicht in jedem Fall rundum untersuchbar ist, bleibt die Aussage über dessen identische Struktur unbewiesen. Der Beschreibung könnten also durchaus artverschiedene Fossilien zugrunde liegen.

Daß PETRUNKEVITCH für die Fossilien eine eigene Gattung aufgestellt hat, ist vollkommen unbegründet, denn es fehlt eine Differentialdiagnose zur Abgrenzung gegenüber den Nachbargattungen. Der vorgelegte Gattungs-Bestimmungsschlüssel ist dazu unbrauchbar, denn dieser enthält überhaupt keine Gattungskriterien. Die Validität der Gattung muß folglich als unsicher gelten, woran auch eine neuere Untersuchung von WUNDERLICH (1979) wenig ändert. Die dort gegebene Synonymie rezenter Gattungen zur ausschließlich fossilen Gattung *Acrometa* ist noch ohne festes Fundament: Einerseits wird eine Synonymisierung wegen bestimmter Merkmale (Gattungscharakteristika?) vorgenommen, andererseits bestehen erhebliche Unterschiede (Artcharakteristika?) bei anderen Merkmalen zwischen der fossilen Art *Acrometa cristata* und den rezenten Gattungen (*Metella, Pimoa, Louisfagea*), was der Autor im letzten Absatz seiner Arbeit selbst betont. Es sind noch weitere Untersuchungen nötig, die die Monophylie und damit die Validität der Gattung *Acrometa* mittels Synapomorphien beweisen, und die die eventuelle Zugehörigkeit zur Familie Tetragnathidae endgültig abklären.

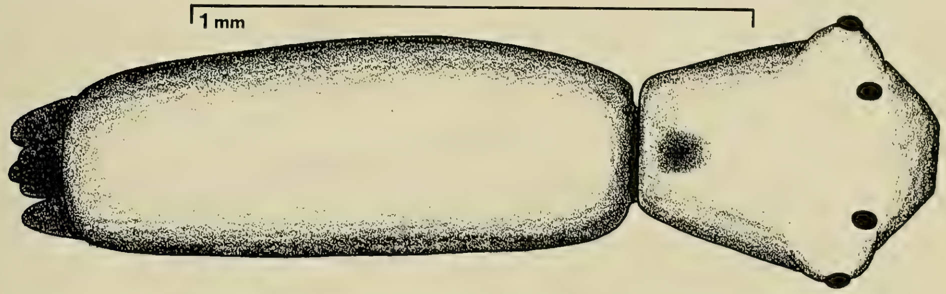


Abb. 10. *Miagrammopes* sp. aus Dominikanischem Bernstein. — Dorsalansicht des Jungtieres ohne Beborstung, Augenstellung; Körperlänge ohne Cheliceren: 1,65 mm.

3. Familie Uloboridae

3.1. *Miagrammopes* sp. aus Dominikanischem Bernstein

3.1.1. Beschreibung

Abb. 10—20

Material: Jungtier aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-3342-M-1.

Erhaltung: Das Fossil ist komplett und trübungsfrei in echtem Bernstein (nicht in Kopal) eingebettet.

Es folgt hier keine komplette Dokumentation des Fossils von allen Seiten, da es sich um ein Jungtier handelt. Für eine vollständige morphologische Rundumbearbeitung — die sehr zeitraubend ist — möchte ich zunächst nur adulte Spinnen heranziehen (wie z. B. in Kapitel 2).

Prosoma (Abb. 10). — Carapax medio-subbasal mit einer schwachen Depression, mediale Länge/maximale Breite = 1,2. Vorderaugen fehlend; HMA und HSA in einer gebogenen Reihe, die HSA-Reihe vom Vorderrand des Carapax entfernt in ⅓ Carapax-Länge; Durchmesser von HMA und HSA fast gleich; Abstand zwischen HMA und HSA so groß wie zwei Augendurchmesser.

Pedipalpus (Abb. 14). — Spitze mit einer gezähnten Klaue (Abb. 14), Endit mit der normalen Reihe dicht gestellter Zähnchen. Weitere Details nicht sichtbar.

Laufbeine (Abb. 11—13, 15—19). — Beinformel I—IV—II—III, Länge der einzelnen Abschnitte siehe Tab. 2. Alle Beine mit Borsten und gefiederten Haaren (Abb. 13), aber ohne Dornen. Femora mit unterschiedlich vielen Trichobothrien, Zahl und Position siehe Abb. 15—18. Struktur des Calamistrum auf dem Metatarsus-IV siehe Abb. 12, lyriformes Organ auf der Patella-IV siehe Abb. 19.

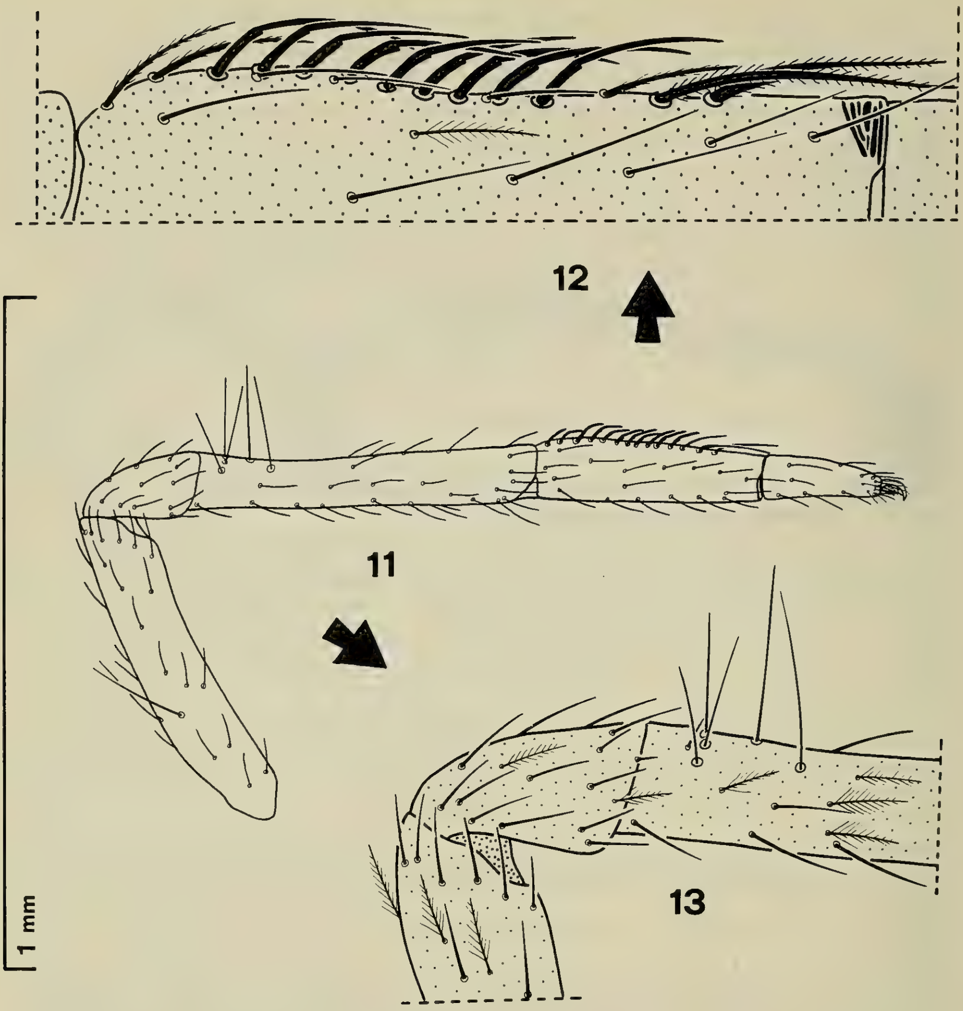


Abb. 11—13: *Miagrammopes* sp. aus Dominikanischem Bernstein. — 11: Bein-IV mit Calamistrum auf dem Metatarsus. — 12: Calamistrum und lyriformes Organ an der distalen Spitze des Metatarsus-IV; 3,3× größer als Übersicht. — 13: Patella-IV mit Borsten und zweiseitig gefiederten Haaren, Trichobothrien im basalen Teil der Tibia-IV; 2× größer als Übersicht.

Tab. 2. *Miagrammopes* sp. aus Dominikanischem Bernstein. — Länge der Beinsegmente in mm.

	I	II	III	IV
Femur	0,64	0,41	0,28	0,51
Patella	0,21	0,11	0,10	0,15
Tibia	0,51	0,20	0,17	0,43
Metatarsus	0,43	0,23	0,21	0,34
Tarsus	0,30	0,20	0,17	0,21
zusammen	2,09	1,15	0,93	1,64

Opisthosoma (Abb. 10, 20). — Abdomen fast zylindrisch; Länge ohne Spinnwarzen/ Breite = 2,7; maximale Breite etwa in der Mitte des Abdomen. Spinnwarzen siehe Abb. 20, die unterschiedliche Struktur der Spulen und ihre genaue Zahl nicht sichtbar.

3.1.2. Beziehungen

Das Fossil gehört zur Gattung *Miagrammopes* aufgrund des Fehlens der Vorderaugen, der Stellung der übrigen Augen (HMA, HSA) und der Struktur des Spinnapparates (Spinnwarzen, Cribellum, Calamistrum). Über diese Gattung existiert leider keine zusammenfassende Arbeit. Opell (1979) hat die amerikanischen Arten der Familie Uloboridae in einer ausgezeichneten Studie revidiert, aber leider hat er die Gattung *Miagrammopes* ausgeschlossen. Deshalb kann hier nicht entschieden werden, ob die präsentierte Art aus Dominikanischem Bernstein identisch mit einer rezenten Art ist, oder ob es sich um eine unbeschriebene valide Art handelt; konsequenterweise muß auf eine Artbenennung verzichtet werden.

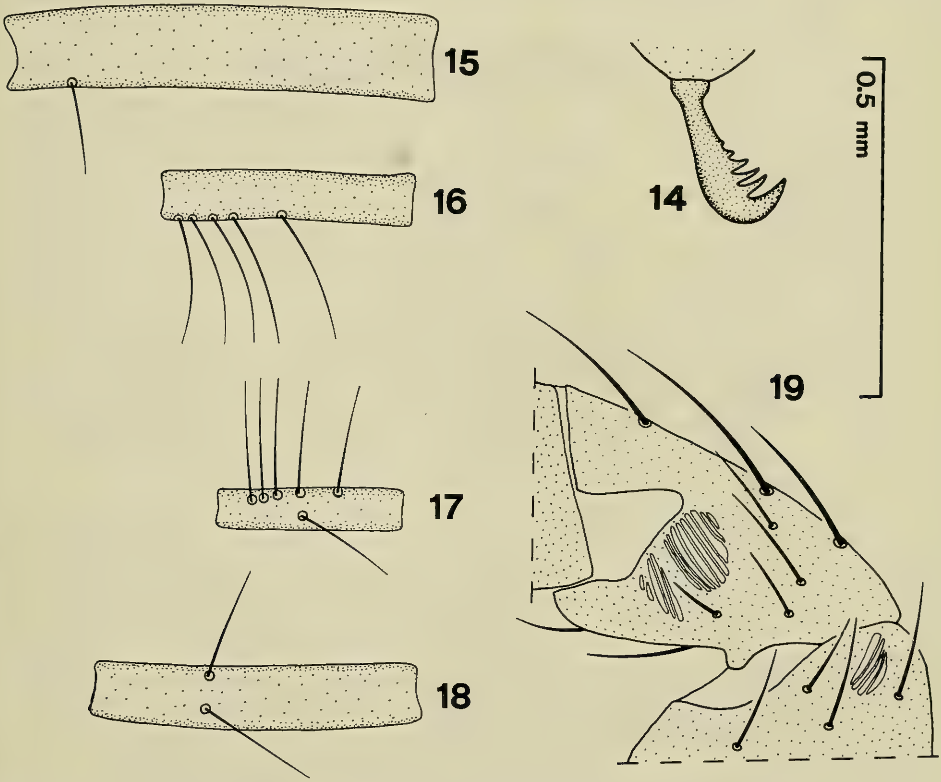


Abb. 14—19. *Miagrammopes* sp. aus Dominikanischem Bernstein. — 14: Einzelne Klaue des Palpus; ohne Beborstung; 10× größer als Femora. — 15—18: Femora-I-IV von dorsal mit Position der Trichobothrien; basales Ende jeweils links, prolaterale Seite jeweils oben. — 19: Patella-IV von ventral mit lyriformen Organ; 3,5× größer als Femora.

Wahrscheinlich stellen alle Arachniden aus Dominikanischem Bernstein „novae species“ dar. Der zeitliche Abstand scheint zu lang für das Fortbestehen der damaligen fertilen Reproduktions-Gemeinschaft. Alle anderen Nachweise von Arthropoden aus Dominikanischem Bernstein bestätigen diese Annahme: bislang ist kein Fossil konspezifisch mit rezenten Arten. Eine solche Art-Isolierung verlangt eine neue taxonomische Benennung des Fossils, wenn Artkennzeichen vorhanden sind. Im Fall der vorliegenden *Miagrammopes*-Inkluse ist dies nicht der Fall bevor nicht ein adultes ♂ im Dominikanischen Bernstein entdeckt wird.

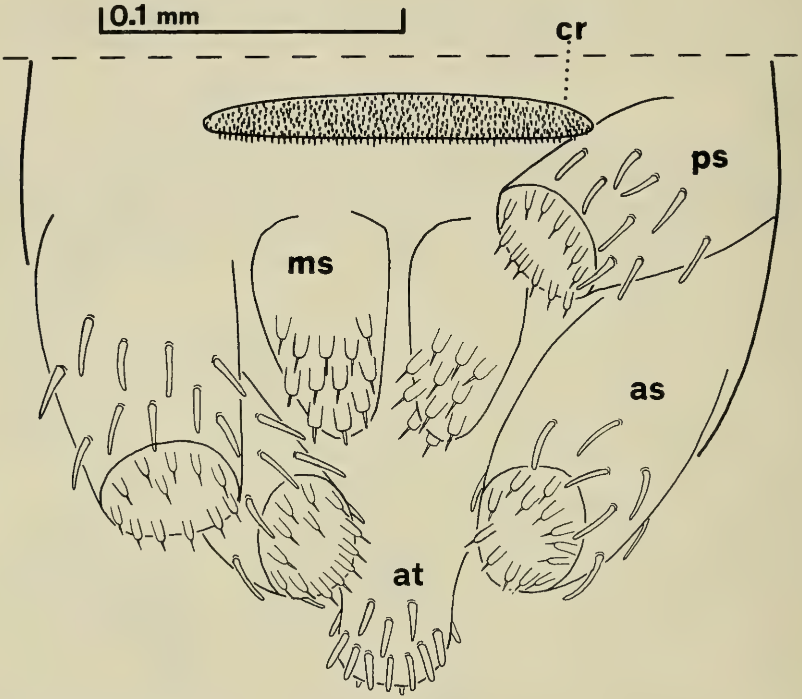


Abb. 20. *Miagrammopes* sp. aus Dominikanischem Bernstein. — Spinnwarzen mit Cribellum, teilweise rekonstruiert; at: Analtuberkel, cr: Cribellum, as: vordere Spinnwarzen, ms: mittlere Spinnwarzen, ps: hintere Spinnwarzen.

3.1.3. Rückschlüsse

Die untersuchte Inkluse stellt das erste Fossil der Familie Uloboridae dar und belegt damit das Vorkommen dieser Familie zur Zeit des Tertiärs im mittelamerikanischen Raum, wo sie auch heute unter anderem noch vorkommt. Entsprechendes gilt für die heute circumtropisch verbreitete Gattung *Miagrammopes.* Das Fossil ist ein weiteres Indiz für die Unterschiedlichkeit von Dominikanischem und Baltischem Bernstein. Im Dominikanischen Bernstein werden Arachniden gefunden, die im Baltischen Bernstein nicht erwartet werden können, z. B. Geißelspinnen, mehrere Gattungen der Pseudoskorpione, Unterordnung Laniatores der Weberknechte wie eben auch die Gattung *Miagrammopes.*

Das vorgestellte *Miagrammopes*-Fossil beweist direkt die Existenz eines cribellaten Spinnapparates für das Tertiär. Aus Baltischem Bernstein wurden schon einige cribellate Spinnen (Zusammenfassung in PETRUNKEVITCH 1955) publiziert mit einigen Hinweisen auf Cribellum und Calamistrum, aber eine detailliertere Beschreibung eines solchen Spinnapparates bei Fossilien fehlt noch. Wir wissen nun, daß der cribellate Spinnapparat in damaliger Zeit wie heute konstruiert war und deshalb aus einer noch viel früheren Zeit stammen muß. Aus der übereinstimmenden Morphologie zwischen fossilen und rezenten Arten der Familie Uloboridae (z. B. KOVOOR 1977, PETERS 1967) kann

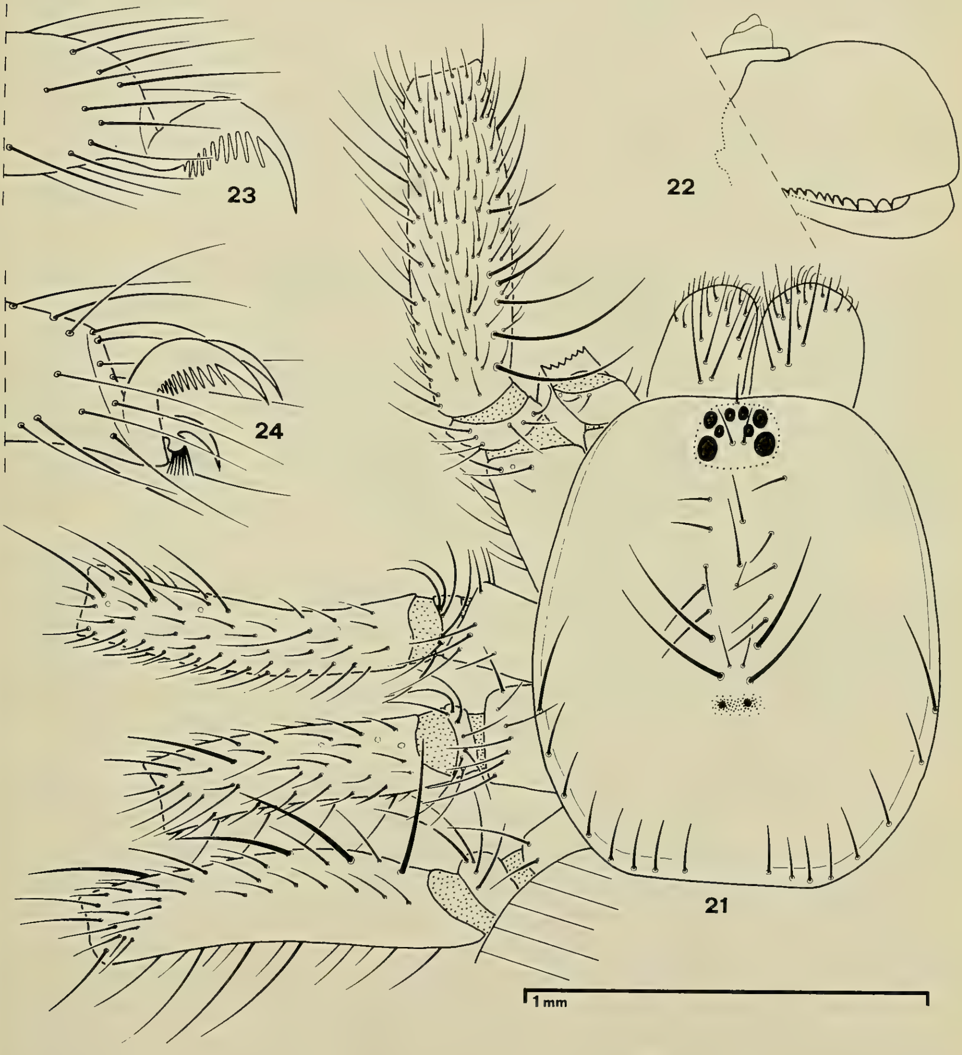


Abb. 21—24. (?) *Ischnothele* sp. aus Dominikanischem Bernstein. — 21: Dorsalansicht von Carapax, Cheliceren und der linken Laufbein-Femora mit Beborstung. — 22: Linke Chelicere von medial ohne Beborstung. — 23: Einzelne Klaue des Palpus; 4× größer als Übersicht. — 24: Hauptklauen und Nebenklaue des Laufbeines-IV; 4× größer als Übersicht.

man schließen, daß die Biologie, besonders der Netzbau, von *Miagrammopes* im Tertiär ähnlich der heutigen Biologie dieser Gattung war (LUBIN et al. 1978).

Lyriforme Organe werden hier das erste Mal für fossile Arachniden nachgewiesen. Diese Rezeptoren existieren wahrscheinlich bei tertiären Arten in verschiedenen Regionen des Körpers und der Anhänge, aber sie sind im Bernstein sehr schwer zu entdecken. Es ist vorstellbar, daß die Mechanorezeption bei tertiären Arachniden wie heute funktioniert hat. Mechanorezeption mittels Trichobothrien ist schon an vielen Arachniden aus Dominikanischem Bernstein nachgewiesen worden: Trichobothrien sind auf den Pedipalpen von Skorpionen und Pseudoskorpionen, auf den Beinen von Pseudoskorpionen, Spinnen und Geißelspinnen und auf dem Kŏrper von Pseudoskorpionen gefunden worden.

4. Familie Dipluridae

4.1. (?) *Ischnothele* sp. aus Dominikanischem Bernstein

4.1.1. Beschreibung

Abb. 21—26

Material: Jungtier aus Dominikanischem Bernstein; aufbewahrt im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), SMNS Inv.-Nr. Do-2247-K-1.

Erhaltung: Das Tier ist trübungsfrei eingebettet und war fast komplett, nur der rechte Pedipalpus fehlte; das rechte Bein-III war abgerissen, aber vorhanden; das Opisthosoma dorsal durch Schrumpfung eingedrückt. Die Merkmale wurden in ausführlicher Weise (SCHLEE & GLÖCKNER 1978) dokumentiert. Danach wurde ausnahmsweise die rechte Körperhälfte einschließlich aller rechter Extremitäten weggeschliffen, um den Mundraum näher zu untersuchen. Es ging um die Beantwortung der Frage, ob dort an Cheliceren oder Pedipalpen-Coxen Stridulationsorgane vorhanden sind. Es steht jetzt fest, daß sie fehlen. Vorhandensein und eventuelle Struktur sind ein wichtiges taxonomisches Kennzeichen.

Prosoma (Abb. 21). — Carapax von ovaler Form, Ecken abgerundet, mediane Länge: 1,14 mm, maximale Breite 0,97 mm. Beborstung nur auf die Carapax-Mitte beschränkt (Stellung und Länge der Borsten siehe Abb. 21), Randborsten nur in der hinteren Carapax-Hälfte vorhanden. Augenstellung siehe Abb. 21, VMA und HMA etwa gleich groß, HSA am größten; vorne zwischen den VMA eine einzelne Borste, median hinter den HMA ein Borstenpaar. Sternum herzförmig, mediane Länge: 0,64 mm, median 1,2× so lang wie maximal breit.

Cheliceren (Abb. 21, 22, 25). — Grundglied dorsodistal und medial kräftig beborstet; medialer Falzrand mit 10 Zähnen, lateraler Falz mit etwa 5—7 kleineren Zähnen. Keine weiteren Details erkennbar, kein Stridulationsorgan vorhanden.

Pedipalpus (Abb. 23). — Femur-Länge: 0,54 mm. Tarsus mit einzelner Klaue, ohne Nebenklaue; Klaue mit 10 basalwärts kleiner werdenden Zähnchen.

Laufbeine (Abb. 21, 24). — Beinformel IV—I—II—III, Länge der Femora-I-IV: 0,86—0,78—0,64—0,94 mm. Coxen ohne Besonderheiten, wie der gesamte Körper und wie die Beine dicht und kräftig beborstet; nur Femur-IV auf der retrolateralen Seite unbehaart, dort Cuticula mit längsrissiger Mikroskulptur. Femora mit dorsaler Dornreihe; einzelne Dornen abgebrochen, aber Einlenkungen erkennbar; Femur-I mit 8 Dornen, Femur-II (6), Femur-III (4), Femur-IV (5). Tibia-I und Metatarsus-I ohne Besonderheiten (Jungtier!). Tarsen mit zwei Hauptklauen und je einer Nebenklaue, Hauptklauen je mit 10—11 einreihig gestellten Zähnchen an allen Beinen; Nebenklauen

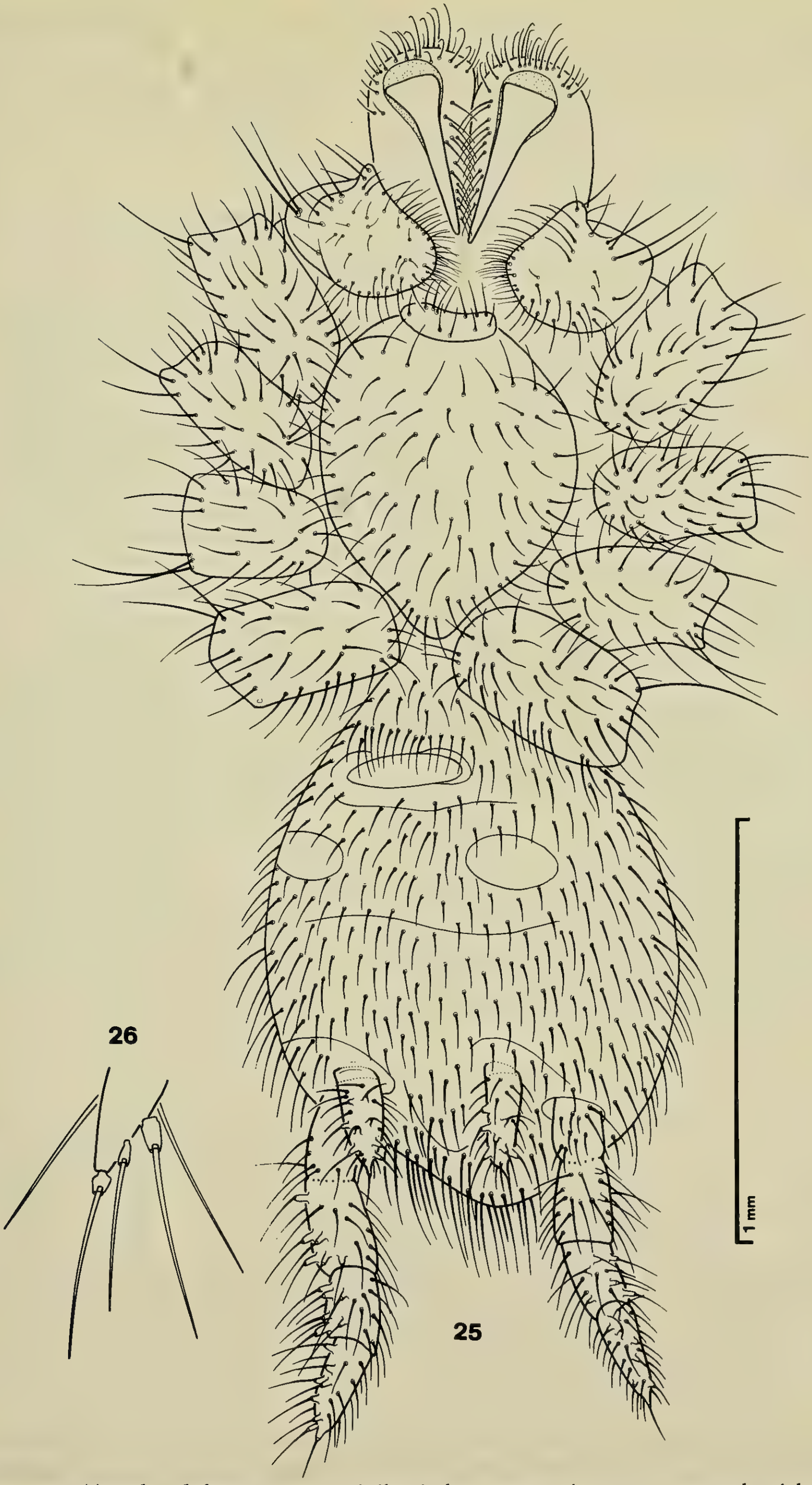


Abb. 25—26. (?) *Ischnothele* sp. aus Dominikanischem Bernstein. — 25: Ventralansicht, Beine weggelassen. — 26: Ende der hinteren Spinnwarzen; 4× größer als Übersicht.

ungezähnt, aber ventral an der Basis mit kugelförmiger und starr bestachelter Apophyse (Abb. 24).

Opisthosoma (Abb. 25—26). — Vier Spinnwarzen: die lateralen Spinnwarzen lang, dreigliedrig, das Basalglied mit schwacher Einschnürung etwa in der Mitte des Gliedes; die medianen Spinnwarzen kleiner, eingliedrig. Details der Spinnspulen (beweglicher Sockel, eingelenkte Spule) siehe Abb. 26.

4.1.2. Beziehungen

Die in Vierzahl vorhandenen und stark verlängerten Spinnwarzen, die fast so lang sind wie das Opisthosoma, weisen schon allein auf die Zugehörigkeit der Inkluse zur Familie Dipluridae hin. Hinzu kommt das Vorhandensein einer Carapax-Beborstung, ein Merkmal, welches zur Abgrenzung gegenüber der Familie Hexathelidae benutzt wird. Beide Familien sollen nach Raven (1980) ein Schwestergruppen-Paar bilden, die Schwestergruppe dieses Paares stellt danach die Familie Mecicobothriidae dar. Weitere Merkmale der Familie Dipluridae sensu Raven (Fehlen von „labial cuspules", „corrugiform trichobothrial bases") konnten am Fossil nicht überprüft werden — ganz abgesehen davon, daß es unbekannt ist, ob diese Merkmale bei Jungtieren in gleicher Weise wie bei adulten Exemplaren ausgeprägt sind.

Die Gattungszugehörigkeit des Fossils muß sehr unsicher bleiben, da dazu vor allem die Struktur des ♂-Pedipalpus und die Sexualkennzeichen am Bein-I der ♂♂ nötig wären. Außerdem sind noch nicht alle Gattungen der Dipluridae an Hand von rezentem Material befriedigend präzisiert. Von den nominellen Gattungen mit vier Spinnwarzen, die Raven (1980) nicht zur Familie Hexathelidae (Unterfamilie Macrothelinae) zieht, verbleiben *Allothele, Cethegus, Evagrella, Evagrus, Ischnothele, Lathrothele, Phyxioschaema* und *Thelechoris* bei der Familie Dipluridae. Ich stelle das Fossil provisorisch zur größten Gattung *Ischnothele,* deren rezente Arten ähnliche Spinnwarzen, Tarsen und eine ähnliche Carapax-Beborstung besitzen. Dieses Vorgehen ist rein hypothetisch, bleibt aber in diesem Fall die einzige Möglichkeit, wenn man das Fossil in der Literatur nicht nur als Nummer führen will. Ein Fund eines adulten Tieres im Dominikanischen Bernstein ist wegen der Körpergröße leider sehr unwahrscheinlich, weshalb auch die Frage nach der Artidentität unbeantwortet bleiben muß.

4.1.3. Rückschlüsse

Die Inkluse wurde trotz ungeklärter taxonomischer Stellung einer näheren Untersuchung unterzogen, weil es sich dabei um die erste orthognathe Spinne („Vogelspinne" im weiteren Sinn) aus Dominikanischem Bernstein handelt, was von allgemeinerem Interesse erscheint. Außerdem ist es das erste Fossil der Familie von der amerikanischen Hemisphäre und das zweite Fossil dieser Familie überhaupt. Sonst existiert nur noch eine einzige Inkluse aus Baltischem Bernstein, die Menge (1868) als *Clostes priscus* beschrieben hat (Typus verschollen). Wir besitzen in unserer Sammlung noch ein weiteres Exemplar der Familie Dipluridae aus Dominikanischem Bernstein (SMNS Inv.-Nr. Do-1359-K-1), die aber leider ebenso ein Jungtier und noch nicht näher bearbeitet ist.

Die rezenten Angehörigen der Familie Dipluridae bauen ein Trichternetz, wobei die langen und beweglichen Spinnwarzen eine entscheidende Rolle spielen. Eine hohe

Beweglichkeit beim Spinnvorgang ist schon im Tertiär gegeben, denn auch bei der fossilen Art sind die Spinnwarzen lang, und die Sockel und Spulen sind nur lose eingelenkt (Abb. 26). Daraus kann man schließen, daß schon damals ein Trichternetz gebaut wurde.

5. Literatur

Chickering, A. M. (1957): The genus *Tetragnatha* (Araneae, Argiopidae) in Panama. — Bull. Mus. comp. Zool., **116:** 299—354; Cambridge/Mass. — [1957 a].

— (1957): Notes on certain species of *Tetragnatha* (Araneae, Argiopidae) in Central America and Mexico. — Breviora, **67:** 1—4; Cambridge/Mass. — [1957 b].

— (1957): The genus *Tetragnatha* (Araneae, Argiopidae) in Jamaica, B.W.I., and other neighboring islands. — Breviora, **68:** 1—15; Cambridge/Mass. — [1957 c].

— (1959): The genus *Tetragnatha* (Araneae, Argiopidae) in Michigan. — Bull. Mus. comp. Zool., **119:** 473—499; Cambridge/Mass.

— (1962): The genus *Tetragnatha* (Araneae, Argiopidae) in Jamaica, W.I. — Bull. Mus. comp. Zool., **127:** 423—450; Cambridge/Mass.

Kovoor, J. (1977): L'appareil séricigène dans le genre *Uloborus* Latr. (Araneae, Uloboridae). I. Anatomie. — Rev. Arachnol., **1:** 89—102; Paris.

Levi, H. W. (1981): The American orb-weaver genera *Dolichognatha* and *Tetragnatha* north of Mexico (Araneae: Araneidae, Tetragnathinae). — Bull. Mus. comp. Zool., **149:** 271—318; Cambridge/Mass.

Lubin, Y. D., Eberhard, W. G. & Montgomery, G. G. (1978): The single-line web of *Miagrammopes* (Uloboridae). — Psyche, **85:** 1—23; Cambridge/Mass.

Menge, A. (1869): Ueber einen Scorpion und zwei Spinnen im Bernstein. — Schr. naturforsch. Ges. Danzig, (NS) **2:** 1—9; Danzig.

Opell, B. D. (1979): Revision of the genera and tropical American species of the spider family Uloboridae. — Bull. Mus. comp. Zool., **148:** 443—549; Cambridge/Mass.

Peters, R. (1967): Vergleichende Untersuchungen über Bau und Funktion der Spinnwarzen und Spinnwarzenmuskulatur einiger Araneen. — Zool. Beitr., **13:** 29—119; Berlin.

Petrunkevitch, A. (1930): The spiders of Porto Rico. — Trans. Connecticut Acad. Arts Sci., **30:** 1—355; New Haven.

— (1942): A study of Amber Spiders. — Trans. Connecticut Acad. Arts Sci., **34:** 119—464; New Haven.

— (1955): Arachnida. — In: Moore, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, (P) Arthropoda **2:** 42—162; Lawrence/Kansas.

Raven, R. J. (1980): The evolution and biogeography of the Mygalomorph spider family Hexathelidae (Araneae, Chelicerata). — J. Arachnol., **8:** 251—266; Lubbock/Texas.

Schawaller, W. (1981): Übersicht über Spinnen-Familien im Dominikanischen Bernstein und anderen tertiären Harzen (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Araneae). — Stuttgarter Beitr. Naturk., (B) **77:** 1—10; Stuttgart.

Schlee, D. (1982): Bernstein: Aktuelle Aspekte. — *In:* Katalog „Mineralientage München 1982" 60—65; München.

Schlee, D. & G. Dommel (1981): Was Sie unbedingt über Bernstein wissen sollten. — 17 S.; Düsseldorf (Ambar del Caribe).

Schlee, D. & W. Glöckner (1978): Bernstein. — Stuttgarter Beitr. Naturk., (C) **8:** 1—72, 16 Farbtaf.; Stuttgart.

Wiehle, H. (1939): Die einheimischen *Tetragnatha*-Arten (Araneae: Familie Argiopidae, Unterfamilie Tetragnathinae). — N. Acta Leopoldina, (N.F.) **6:** 361—386; Halle.

Wunderlich, J. (1979): Taxonomie und Synonyme von *Acrometa* Petrunkevitch 1942 (Arachnida: Araneae: Tetragnathidae). — Senckenbergiana biol., **59:** 411—416; Frankfurt/M.

— (1982): Die häufigsten Spinnen (Araneae) des Dominikanischen Bernsteins. — N. ent. Nachr., **1:** 26—45; Keltern.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. Schawaller, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Abteilung für stammesgeschichtliche Forschung), Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTI
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTI
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTI
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTI
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

ICI '84

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01455 5510